

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM



Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Алтайский государственный гуманитарно-педагогический
университет имени В.М. Шукшина»

А. М. ПСАРЕВ

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ
ЖЕСТКОКРЫЛЫХ ПАСТБИЩ
РУССКОГО АЛТАЯ**



Бийск
АГГПУ им. В.М. Шукшина
2016

ББК 20.1

П 86

*Печатается по решению редакционно-издательского совета
Алтайского государственного гуманитарно-педагогического
университета имени В.М. Шукшина*

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор *Н.И. Еремеева* (Кемеровский государственный университет, г. Кемерово)

доктор биологических наук, профессор *Л.А. Комарова* (Алтайский государственный гуманитарно-педагогический университет имени В.М. Шукшина, г. Бийск)

П 86 Псарев А.М.

Фауна и экология жесткокрылых пастбищ Русского Алтая [Текст]: монография / А.М. Псарев; Алтайский гос. гуманитарно-педагогический ун-т им. В. М. Шукшина.- Бийск: АГГПУ им. В.М. Шукшина, 2016 - 185 с; илл.

Книга содержит результаты многолетнего изучения жесткокрылых, населяющих пастбища Русского Алтая. Приводится комплексная характеристика колеоптеродного комплекса, включающего 206 видов шести семейств Coleoptera. Рассмотрены особенности биотопического распределения жесткокрылых, дана морфо-экологическая характеристика различных стадий их развития, рассмотрены адаптации к специфике субстрата, приводится оригинальная классификация экологических группировок личинок и имаго. Для энтомологов, экологов, заинтересованных читателей.

ISBN 978-5-85127-888-4

© Псарев А.М., 2016

© АГГПУ им. В.М. Шукшина, 2016

ВВЕДЕНИЕ

Копрофильные жесткокрылые – это насекомые, связанные с одним из уникальных субстратов, в котором складываются особые эфемерные гетеротрофные экосистемы. Интерес к этой группировке возник давно. Начало ее комплексному изучению положил еще Ж.А. Фабр, опубликовавший свое известное десяти томное сочинение "Энтомологические воспоминания" (1879-1907), несколько разделов которого посвящены наблюдениям за образом жизни жуков-навозников. Если Фабром руководила, в основном, любознательность, то в дальнейшем исследовании копрофильных насекомых приобрели практическую направленность.

Усиление интереса к изучению этих насекомых стал проявляться в 60-х годах прошлого века в Северной Америке в связи с массовым размножением некоторых видов мух, а также с проблемой утилизации помета и связанной с этим экспансией некоторых случайно завезенных видов мух на пастбищах Австралии. Особенно интенсивно исследования копробионтов стали вестись со второй половины XX в. в Северной и Южной Америке, Южной Африке, Австралии, частично в Западной Европе. Известно, что копрофильные Diptera являются одной из самых вредоносных групп насекомых, связанных с человеком и его деятельностью. Как правило, большинство их видов многочисленны и обладают широким распространением, участвуют в циркуляции возбудителей болезней человека и животных, наносят экономический ущерб животноводству, снижая удои молока, суточные привесы массы тела животных, вызывают порчу кожевенного сырья. 22 вида копрофильных мух, обитающих на юге Западной Сибири, известны как механические и специфические переносчики разнообразных возбудителей болезней. Так например, вездесущая *Musca domestica* отмечена в переносе свыше 40 болезней человека и домашних животных, *Stomoxys calcitrans* – около 30. Вместе с этим, нужно сказать, что мухи приносят и определенную пользу, участвуя в утилизации помета на пастбищах, тем самым

способствуя улучшению физико-химического состава почвы, однако эта польза несоизмерима с наносимым ущербом.

Трофическими конкурентами мух или их непосредственными врагами в помете являются жесткокрылые семейств Hydrophilidae, Histeridae, Scarabaeidae и Staphylinidae, как качественно, так и количественно представляющие самую многочисленную группу обитателей помета. Функции их в пастбищных экосистемах сложны и многообразны.

Имаго Hydrophilidae активно участвуют в утилизации помета, особенно на ранних сроках его существования, личинки являются хищниками, пищевые объекты которых находятся в прямой зависимости от размеров тела жертв - от яиц мух, нематод до крупных личинок других насекомых.

Histeridae поедают яйца и личинок других копробионтов, главным образом двукрылых, что сказывается на численности популяций зоофильных и синантропных мух, использующих помет животных для развития.

Значение Scarabaeidae как утилизаторов экскрементов общеизвестно, однако только этим их роль в пастбищных экосистемах не ограничивается. Как составная часть микробиоценоза помета пластинчатоусые связаны с другими членами сообщества и влияют на многие процессы, проходящие как внутри субстрата, так и вне его. Аэрация помета за счет деятельности личинок и имаго скарабеед приводит к созданию условий, благоприятных для деятельности микроорганизмов - редуцентов, заканчивающих разложение субстрата. В то же время дополнительная аэрация благоприятна для развития нематод, паразитирующих на домашних животных. По некоторым сведениям пластинчатоусые могут участвовать в циркуляции гельминтозов на пастбищах. Имеется достаточно большое количество литературных данных о пластинчатоусых – промежуточные хозяева плоских и круглых червей, скребней. При питании экскрементами жуки заглатывают яйца, из которых затем в кишечнике выходят личинки и внедряются в полость тела жука, где развиваются до инвазионной стадии. В то же время в более поздних работах существуют и противоположные данные, где копрофильные пластинчатоусые отмечены в качестве "биоэлиминаторов" яиц и

личинок гельминтов, что свидетельствует о еще недостаточной изученности проблемы. Скарабеиды средних и крупных размеров участвуют в форезии хищных клещей макрохелид, косвенно способствуя, таким образом, снижению численности личинок мух.

Staphylinidae по видовому разнообразию и численности в помете превосходят всех остальных копробионтов. Широкий спектр пищевых объектов в помете определяет разнообразный характер их трофики. Среди копрофильных стафилинид есть копрофаги, мицетофаги, нематодофаги, паразитические формы, хищники и др. Мелкие представители большого рода *Atheta* питаются мицелием грибов, яйцами и мелкими личинками мух, нематодами. Среди представителей подсемейства Oxytelinae есть копрофаги и виды, питающиеся преимущественно экзогенными фазами развития нематод, есть и мицетофаги. Виды рода *Aleochara* в стадии имаго - хищники, а в стадии личинки паразитируют на куколках мух. Виды родов *Philonthus*, *Ontholestes*, *Emus* являются прожорливыми хищниками, существенно влияющими на численность зоофильных и синантропных мух, использующих помет как субстрат для развития личинок.

Таким образом, значение копрофильных жесткокрылых велико. Между тем, многие вопросы, касающиеся структурной и функциональной организации сообществ копрофильных насекомых в целом, роли в таких сообществах отдельных его элементов, остаются еще слабо изученными. Большинство работ, посвященных этой тематике, носят фаунистическую направленность, однако по ряду территорий нашей страны, особенно для Зауралья, существуют лишь отрывочные сведения по отдельным таксонам. Биология сравнительно хорошо изучена лишь у отдельных представителей Scarabaeidae. Мало сведений о жизненных циклах Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae. Изучение этологии копрофильных насекомых, начатое еще Ж. Фабром, к сожалению, мало продвинулось вперед, хотя поведение – это одно из интереснейших составляющих адаптивного комплекса копробионтов.

Слабая изученность затронутого вопроса, особенно в региональном плане, является, на наш взгляд, фактором,

определяющим важность выбора этого направления энтомологических исследований.

Автор выражает благодарность коллегам за доброжелательную критику и замечания, полученные во время работы над книгой. Особую признательность выражаю наставнику и другу В.А. Кашееву, который постоянно оказывал необходимую помощь и поддержку.

СОВРЕМЕННАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Жесткокрылые являются одним из важнейших структурных и функциональных компонентов биоценоза помета, составляя значительную часть биомассы населения субстрата.

В экскрементах животных встречаются представители нескольких семейств жесткокрылых, однако, степень их связи с субстратом различна. В старом помете и его скоплениях, особенно в животноводческих помещениях, можно встретить некоторые виды Tenebrionidae, Carabidae, Dermestidae, Elateridae (Calver et al., 1986; Hegazi et al., 1991; Flechtmann et al., 1995 и др.). Лабораторные эксперименты и полевые испытания, проведенные в Бразилии и Австралии, показали, что существует возможность практического использования чернотелок *Amphitobius piceus* и *A. diaperinus* для борьбы с комнатной мухой в курятниках (Pfeiffer, Axtell, 1980; Davidson, 1987; Pereira et al., 1987 и др.), хотя появились данные, о том что *A. diaperinus* может служить источником ряда заболеваний кур и промежуточным хозяином нематод (Прудникова, 1991). Обычны помете и самые мелкие представители отряда – жуки Ptiliidae родов *Ptiliolum*, *Acrotrichis* которые питаются спорами грибов (Криволицкая, 1989; Lipkow, 1992; Psarev, 2000).

Основным же ядром колеоптероидной группировки помета являются жесткокрылые семейств Scarabaeidae, Histeridae, Hydrophilidae и Staphylinidae. Большинство из них облигатные, часть – факультативные копробионты. Сведения о видовом составе жесткокрылых этих семейств, заселяющих помет различных видов животных, можно найти в ряде работ отечественных и зарубежных ученых (Азизов, 1973; Веселкин, 1980; Винокурова, 1992; Schoenly, 1983; Blume, 1985; Flechtmann, Rodrigues 1995; Kanda et al., 2005; Mendes, Linhares, 2006; Bayartogtokh, Otgonjargal, 2009; Rice, 2010; González-Vainer et al., 2012; Kearns, Stevenson 2012; Sladeczek et. al, 2013 и др.). Так, на сухих пастбищах Венгрии с сухим овечьим пометом связано 50 видов жесткокрылых, из которых большую

часть составили пластинчатоусые и стафилиниды (Adam, 1986). На птицефермах Северной Каролине в курином помете встречается около 50 видов жуков, среди которых доминируют Histeridae (Pfeiffer, Axtell, 1980). В ЮАР и Австралии выявлено свыше 50 видов жуков-копробионтов (Doube et al., 1988), в Египте – более 30 видов (Hegazi et. al., 1991). В помете северного оленя в Финляндии обнаружены стафилиниды, скарабеиды и птилииды (Lipkow, 1992). Большая серия работ финских ученых посвящена изучению сообщества копрофильных жесткокрылых в Финляндии и разных районах мира (Koskela, Hanski, 1977; Hanski, Koskela, 1979; Hanski, 1980a, 1980b; Hanski, Kuusela, 1983 и др.).

Hydrophilidae обычны в помете многих видов домашних и диких животных (Hanski, 1980b; Hanski, Kuusela, 1983; Geetha, Sankaran, 1986; Bruno et al., 1993; Przewozny, Bajerlein, 2010). Наиболее часто встречаются представители родов *Sphaeridium*, *Cercyon*, *Megasternum*, *Pachysternum*, *Cryptopleurum* (Медведев, 1965; Шатровский 1989). Известно, что личинки *Sphaeridium*, *Cercyon* – активные хищники, поедающие личинок мух, взрослые жуки – копрофаги и сапрофаги (Sanders, Dobson, 1966; Kessler, Balsbaugh, 1972; Merritt, 1976). Изучению отдельных черт биологии и экологии *Sphaeridium* и *Cercyon* посвящен ряд исследований ученых (Landin, 1967; Koskela, Hanski, 1977; Hanski, 1980b; Sowig, 1995; 1997). Многие исследователи отмечали обратную корреляцию между численностью личинок мух и личинок *Sphaeridium bipustulatum* и *S. caffrum* (Abdel-Gawaad et al., 1976). Отмечено, что наряду с другими копробионтами, в ЮАР и Австралии 6 видов Hydrophilidae значительно влияли на численность мух *Haematobia* spp. (Doube et al., 1988). В Канаде в качестве хищников, активно влияющих на численность *Haematobia irritans*, также отмечены виды *Sphaeridium scarabaeoides* и *S. lunatum* (Macqueen, Beirne, 1975). Hydrophilidae являются одними из важнейших элиминирующих факторов для личинок синантропных Muscidae, развивающихся в птичьем и свином помете на фермах в Бразилии и Индии (Geetha, Sankaran, 1986; Bruno et. al., 1993). Установлено участие Hydrophilidae в форезии клещей *Uropoda orbicularis*, связанных с навозом крупного рогатого скота (Bajerlein, Bloszyk, 2004).

Histeridae являются активными хищниками, приспособленными к питанию главным образом преимагинальными стадиями насекомых и клещей. Копрофильные гистериды питаются преимущественно личинками мух, хотя крупные виды, такие как *Pachylister inaequalis* в субстрате могут нападать на других жуков – *Aphodius*, *Sphaeridium* (Крыжановский, Рейхард, 1976; Псарев, 2001). Для большинства же видов основу питания составляют личинки Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae и др. семейств Diptera, развивающихся в помете или гниющей органике. Такую специализацию в питании копрофильных Histeridae на преимагинальных стадиях синантропных мух подметил еще И.А. Порчинский (1910), указывавший на жуков-карапузиков как на активных пожирателей личинок *Stomoxys calcitrans*. Можно отметить исследования Н. Азизова (Азизов, 1973), который приводит сведения об истреблении гистеридами личинок мух в животноводческих помещениях и на пастбищах Узбекистана. М.К. Чильдебаев (1990) в качестве хищников, участвующих в регуляции численности преимагинальных стадий развития синантропных мух, приводит 10 видов жуков-карапузиков. Опытным путем им установлено, что самым прожорливым хищником оказался *Pachylister inaequalis*, съедавший в среднем за сутки 149,6 личинок мух разных возрастов. Имеются данные и о поедании гистеридами яиц гельминтов (Кабилов, Сиддигов, 1982).

Некоторые данные по биологии и экологии многих видов копрофильных Histeridae отечественной фауны, их географическом распространении содержатся в известной сводке О.Л. Крыжановского и А.Н. Рейхарда (Крыжановский, Рейхард, 1976). Среди других работ можно отметить изучение биоэкологических особенностей копрофильных карапузиков *Chaetabreus globulus* и *Acritus nigricornis*, проведенное Р. Дорадо (Dorado, 1991). Исследования позволили выявить различия в фенологии особей различных полов, влияние температуры среды, влажности воздуха и состояния субстрата на степень его заселенности жуками. Данные по экологии 6 видов навозных гистерид родов *Eblisia* и *Tribalus*, обитающих на Борнео, можно найти в статье И. Хански и П. Хамонда (Hanski,

Hammond, 1986). Серия работ Д. Саммерлина с коллегами посвящена изучению биологии пастбищных гистерид Техаса. Ими подробно изучена суточная и сезонная динамика активности 21 вида Histeridae, привлекаемого в ловушки со свиным навозом на лесных и открытых пастбищах (Summerlin et al, 1991; Summerlin et al, 1993).

Л. Адамом (Adam, 1986) на сухих пастбищах Венгрии в овечьем помете отмечены *Saprinus* spp., причем, как отмечает автор, жуки встречались в помете не зависимо от типа растительных ассоциаций, образующих пастбища. В Финляндии широко распространены копрофильные виды *Margarinotus*, *Hister*, *Atholus* (Bistrom, et al., 1991). В Бразилии жуки-гистериды являются обязательным элементом населения помета, причем *Carcinops troglodites* является одним из наиболее активных хищников личинок *Musca domestica*, *Muscina stabulans*, *Stomoxis calcitrans*, *Fannia trimaculata* и др. (Bruno et al., 1993; Koller et al., 2002). В ЮАР и Австралии на пастбищах в помете домашних животных обнаружено 11 видов Histeridae (Doube et al., 1988). Наряду с другими копробионтами, они, в большинстве наблюдаемых случаев, значительно снижали численность *Haematobia irritans*. Для гистерид, обитающих в экскрементах домашних животных на пустынных пастбищах Египта, указываются связи более чем с 30 видами Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae (Hegazi et al., 1991). В Индии в коровьем, свином и птичьем помете также отмечаются жуки-карапузики, причем большинство из них трофически связаны с *Musca domestica* и *Stomoxis calcitrans*, и в лаборатории поедали как яйца, так и личинок мух (Geetha, Sankaran, 1977; 1986). Аналогичные данные приводятся и для Северной Каролины, где Histeridae доминируют в курином помете (Pfeiffer, Axtell, 1980).

Иммунологическое выявление хищников мухи *Musca vetustissima*, проведенное учеными Австралии, показало положительные результаты для задействованных в опытах Histeridae, причем лучшими из них указываются *Saprinus* spp. (Calver et al., 1986). В Африке карапузики поедают личинок одного из массовых и вредоносных видов мух региона – *Haematobia thirouxi potans* (Fay, Doube, 1983). Д. Саммерлин с коллегами изучал питание нескольких видов гистерид - *Hister*

coenosus, *H. incertus*, *Xerosaprinus orbiculatus* и *Saprinus pennsylvanicus* (Summerlin et al., 1982). Результаты опытов показали, что у каждого из видов есть трофические преферендумы - *Hister incertus* активнее поедает яйца, чем личинок и куколок *Haematobia irritans*. В дальнейшем подобным испытаниям подвергся еще один вид - *Atholus zothkirchi*, который поедал все стадии развития *Haematobia irritans*. Эффективность жука как естественного врага мух в лабораторных экспериментах оказалась средней - ниже, чем у *Hister incertus* и *H. abbreviatus*, но выше, чем у *Saprinus pennsylvanicus* и *Xerosaprinus orbiculatus* (Summerlin et al., 1990). Известны успешные попытки использования карапузиков для борьбы с мухами на Фиджи и прилегающих островных группах (Bornemissza, 1968). На западе Польши найдено 14 видов жуков Histeridae, обитающих в навозе, причем некоторые из них участвуют в форезии уроподовых клещей (Bajerlein, Bloszyk, 2004; Bajerlein, 2009).

Одной из наиболее изученных групп копрофильных жесткокрылых являются Scarabaeidae. Имеется достаточное количество работ, содержащих сведения по фауне навозников и их роли в разнообразных процессах, протекающих в помете животных, однако число систематических исследований, посвященных данному вопросу, не велико. Данные о распространении и отдельных деталях биологии и экологии большинства наших видов копрофильных скарабеев, имеются в сводках известных советских колеоптерологов (Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Николаев, Пунцагдулам, 1984; Николаев, 1987 и др.). Л.М. Никритин составил сводку навозников рода *Aphodius* Ш., распространенных в Средней Азии (Никритин, 1973), для трибы Arphodiini европейской части России – Л.А. Ахметова (2004). Обзор пластинчатоусых жуков подсемейства Coprinae Дальнего Востока и сопредельных территорий приводится в работе О.Н. Кабакова (Кабаков, 1979), материалы по фауне жуков-копрофагов семейства Scarabaeidae Восточной Сибири и Дальнего Востока содержатся в статьях Э.Я. Берлова (Берлов, Шиленков, 1977; Берлов, 1979).

Достаточное внимание уделено изучению европейских копрофильных Scarabaeidae (Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975; Holter, Scholtz, 2005; Zuk, 2005; Gorz, 2007; Steinbauer, Weir, 2007; Tesarik, Waitzbauer, 2008 и др.). Исследования, проведенные в Испании, позволили выявить в помете коров и лошадей 27 видов жуков родов *Aphodius*, *Heptaulacus*, *Platytonus* (Avila, Sanchez, 1990). В Финляндии в помете различных видов домашних животных распространены виды *Onthophagus* и *Aphodius* (Hanski, Koskela, 1979; Hanski, Kuusela, 19983; Bistrom et al., 1991), причем большинство видов, такие как *Aphodius prodromus*, *A. fossor*, *A. rufipes* и др. являются широко распространенными и встречаются также в Англии (Hanski, 1980). В овечьем помете на юго-западе Германии выявлено 22 вида Scarabaeidae, среди которых доминируют *Aphodius* – *A. luridus*, *A. pusillus*, *A. rufipes* и др. (Sowig, Wassmer, 1994). В горах Италии в помете коров и лошадей встречается 25 видов навозников, большинство из которых принадлежит к роду *Aphodius* (*A. laticollis*, *A. ghardimaouensis* и др.) (Barbero et al., 1996; Carpaneto et al., 1996). Изучение фауны помета в последние годы ведется в Монголии (Bayartogtokh, Otgonjargal, 2009; Bayartogtokh et al., 2012).

Ряд работ посвящен изучению особенностей фауны африканских копрофильных скарабеед (Walter, 1991; Davis, 1994 и др.). Исследования А. Гарднера (Gardiner, 1991) в саваннах и редколесьях Зимбабве, показали существенное различие между комплексами потребителей навоза различных копытных животных. По мнению автора исследования, бедный набор домашнего скота не в состоянии поддерживать разнообразие копрофагов на том уровне, что разнообразный и сложный по структуре комплекс диких африканских копытных. Аналогичные фаунистические работы поведены и в Мексике (Halffter et al., 1992; Montes, Halffter, 1995; Arellano et al., 2005 и др.). В Бразилии на пастбищах в различных местообитаниях в помете коров отмечено от 8 до 15 видов навозников – *Eurosternus deplanatus*, *Canthon* sp., *Ataenius* spp., *Ontherus sulcator*, *Gromphas lacordairei*, *Aphodius pseudolividus* и др., причем первые два – лесные виды, редко встречающиеся на пастбищах, остальные – эвритопные (Flechtmann, Rodrigues,

1995a; 1995b). В экскрементах лемуру острова Мадагаскар обнаружено 15 видов скарабейд (Raulian, 1991).

В Альпах навозники используют крупные или средних размеров порции помета травоядных животных и формируют различные комплексы. В качестве фактора, определяющего численность видов и размер особей, выступают условия высотной поясности гор. Жуки здесь распространены до высоты 3000 м, в субальпийском поясе с весны до осени формируется четыре идущих одна за другой волны отрождения навозников, в альпийском поясе только три (Lumaret, Stienet, 1992; 1994). Изучение высотного распределения пластинчатоусых копрофагов в штате Веракрус (Мексика) выявило сходство такового в Мексике и на Пиренейском полуострове. Aphodiinae и Geotrupinae здесь обитают на больших высотах (2000-3500 и 2500-3000 м соответственно), Scarabaeinae на меньших (1500-3000 м) (Martin-Piera, Lobo, 1993).

Сравнительное изучение видового состава жуков-навозников в различных ландшафтах Южной Испании показало что фауна скарабейд здесь зависит от главным образом от природной зоны, высоты над уровнем моря, рельефа и мало - от хозяина помета (Sanches-Pinero, Avila, 1991).

Интересные данные об организации сообщества копрофагов и сукцессионных изменениях их видового состава в субстрате содержатся в статьях И. Хански (Hanski, 1980a; 1980b). П. Хиршбергер и Т. Баннер изучали фауну и сукцессионные изменения копрофагов в овечьем помете и их влияние на разложение субстрата в Северной Баварии. Исследования показали, что энтомокомплекс сходен с таковым помета коров, но по ход сукцессии более короткий (Hirschberger, Baner, 1994a; 1994b).

На протяжении ряда лет активно изучались многие вопросы биологии и экологии африканских скарабейд с целью изучения их возможностей для интродукции в различные страны мира. В Северной Африке изучение различных типов пастбищ позволило выявить 18 видов Aphodiinae, Scarabaeinae. Наибольшим разнообразием и высокой численностью отличалась фауна полусухого помета (Ruiz et al., 1993; Giller, Doube, 1994; Orsberg et al., 1992; 1993; 1994).

Наиболее интенсивно изучаемыми среди навозников являются представители родов *Aphodius* и *Onthophagus*, так именно они в большинстве районов мира составляют основную фауну скарабейд в экскрементах животных (Howden, Nealis, 1975; Peck, Forsyth, 1982; Palmer, Garcia, 1991; Lobo, 1993; Lobo, Halfpeter, 1994; Sowig, 1994; Hirschberger, 1995; Romero-Samper, Martin-Piera, 1995; Horgan, 2006; Larsen et al., 2006; Noriega et al., 2008; Errouissi et al., 2009; Ziani, 2009 и др.). Интересные данные о репродуктивном поведении мексиканских навозников *Canthon aganellus* и *Copris incetus* содержатся в работах М. Фавилы, И. Мартинеса и др. (Favila, Diaz, 1996; Martinez et al., 1996). В лабораторных условиях наблюдаемые самки жили до 580 дней. За все время жизненного цикла они устраивают от 1 до 4 гнезд, которые содержат от 1 до 7 выводковых шариков. Плодовитость самок сильно колеблется от 4 до 18 яиц, причем самки могут оплодотворяться максимум три раза. В США проводились наблюдения за жизненным циклом *Onthophagus melorensis* (Hunter et al., 1996). Случайно завезенный в Западную Канаду жук-навозник *Onthophagus nuchicornis* сейчас является единственным видом Scarabaeidae повсеместно встречающимся в помете коров (Maqueen, Beirne, 1975). Авторы отмечают, что жук в Канаде незначительно влияет на численность развивающихся в помете мух, так как в середине лета, когда отмечается максимальная численность мух, *O. nuchicornis* перестает закапывать экскременты. Новые данные о поведении и биологии одного из массовых видов навозников - *Aphodius erraticus* - содержатся в статье М. Зинино с коллегами (Zunino, et al., 1994). Авторы описывают примитивное гнездовое поведение жука, проявляющиеся в закапывании пищи, которая служит лишь местом запаса провизии, а не местом яйцекладки.

Копрофильные пластинчатоусые способствуют исчезновению помета животных на пастбищах, утилизируя от 21 до 27 % экскрементов (Yamashita, Hayakawa, 1992). Известно, что жуки-копрофаги длиной около 10 мм поедают до 36 мг пищи в час (Sonin et al., 1987). Занося в почву помет, они создают скопления органического вещества, что способствует развитию корневой системы растений. В процессе роющей деятельности жуки способствуют большему обогащению

верхних слоев почвы азотом, стимулируя активность нитрифицирующих бактерий и микроорганизмов (Yokoуama, Kai, 1993). Однако, есть данные о том, что заглатывая помет, скарабеиды могут становиться промежуточными хозяевами гельминтов и способствовать, тем самым, циркуляции гельминтозов на пастбищах. Вместе с тем в более поздних работах эти факты отрицаются, и пластинчатоусые отмечены в качестве "биоэлиминаторов" яиц и личинок гельминтов (Кабиллов, Сиддиков, 1982; Тазиева, Шалтаева, 1985; Филиппов, 1988; Sonin et al., 1987; Зибницкая, Кашеев, 1995).

Питаясь экскрементами животных, скарабеиды становятся трофическими конкурентами личинок мух, влияя, таким образом, на численность двукрылых на пастбищах. Такое воздействие копрофагов на выживаемость преимагинальных стадий развития отмечено для жигалки *Haematobia thirouxі potans* (Fay, Doube, 1983). При плотности жука *Onthophagus gazella* 40-70 особей на порцию помета наблюдается 38-56% смертность личинок *Haematobia irritans* (Legner, Warkentin, 1991).

Отрицательное воздействие на развивающихся в помете личинок вредных видов двукрылых, а также способность жуков-навозников к утилизации экскрементов, к созданию условий, повышающих плодородность почв пастбищ, определяет возможность их интродукции в некоторые страны мира. В тропической зоне Австралии бичом рогатого скота являются завезенные сюда случайно мухи *Haematobia irritans exіqua* и *Musca vetustissima*. Жуки-навозники, питающиеся пометом, в Австралии отсутствуют, и экскременты не уничтожаются, что приводит к массовому размножению мух и, кроме того, загрязнению и потере пастбищ. Поэтому в 60-х годах в Африке было начато изучение 120 местных видов пластинчатоусых с целью определения возможности их интродукции в Австралию (Bornemissza, 1971; Doube, 1983). С 1968 года из Южной Африки в Австралию для биологической борьбы с мухами было ввезено 23 вида жуков, обитающих в помете коров. К настоящему времени широко распространилось 7 видов, остальные – локально, некоторые исчезли совсем. Мухи на пастбищах, где обитают прижившиеся виды, местами исчезли

почти полностью, а сами пастбища очистились от экскрементов (Maqueen, Doube, 1988; Doube, Maqueen, 1991). Наиболее эффективными оказались *Onthophagus gazella*, заселивший значительные пространства северной части Австралии (Bornemissza, 1971), *Onthophagus ferox* и *Onitis alexis*, распространенные на юго-западе. Два последних вида при полевой оценке их воздействия на популяцию *Musca vetustissima*, показали, что сокращение численности мух составило 27 и 15% соответственно (Smith, Ridsdill, 1984).

В США также интродуцировалось несколько видов навозников, которые в настоящее время широко распространяются (Vulines, Endy, 1993). Такие виды как *Onthophagus taurus*, *Onitis alexis* при увеличении своей численности вызывают повышение смертности личинок и уменьшение размеров имаго мухи *Musca autumnalis* на пастбищах (Moon et al., 1980).

Не менее важную роль, чем пластинчатоусые, в сообществе помета играют Staphylinidae. Это чрезвычайно многочисленная в видовом отношении группа жесткокрылых, часто превышающая и по численности (особенно мелких видов) других обитателей помета, и по биомассе занимающая одно из ведущих мест. Мелкие представители подсемейств Aleocharinae, Oxytelinae питаются яйцами и личинками мух, грибами, микроорганизмами, развивающимися в помете, разлагающейся органикой (Mank, 1923; Toppr, 1971; Hanski, Koskela, 1979 и др.). Виды средних размеров, такие как *Tachinus* spp. поедают преимагинальные стадии развития мух (Чильдебаев, 1990a; Hinton, 1941; Lipkow, 1966; Hanski, Koskela, 1979). *Philonthus* spp. – прожорливые хищники, поедающие в помете все виды животной пищи, доступные их челюстям - от мелких яиц и личинок мух, паразитических нематод, до имаго насекомых (Roth, 1982; Fincher, Summerlin, 1994; Posse, 2004; Balog, 2008 и др.).

Изучению фауны копрофильных стафилинид посвящены исследования в разных регионах мира (Шендрик и др., 2008; Koller, 2002; Walsh, Posse, 2003; Caballero et al., 2009 и др.). Можно отметить уже упоминавшуюся серию замечательных работ финских ученых И. Хански и Г. Коскелы с коллегами,

содержащие данные о фаунистическом составе и экологии многих видов копрофильных стафилинид в различных точках земного шара (Koskela, 1972; Koskela, Hanski, 1977; Hanski, 1980a; Hanski, Koskela, 1979; Hanski, Hammond, 1986 и др.). В Техасе с пометом коров связано 10 видов стафилинид родов *Philonthus*, *Belonuchus*, *Quedius*, *Tachinus* и *Aleochara* (Hunter et al., 1986). В овечьем помете в Германии обнаружено 7 видов Staphylinidae (Sowig, 1994), в Венгрии – 13 видов (Adam, 1986). Фауна копрофильных стафилинид в ЮАР представлена 34 видами (Doube et al., 1988). В Бразилии в помете коров выявлено 11 видов жуков-стафилинид (Flechtmann et al., 1995b), в Индии в помете свиней и кур – 3 и 7 видов соответственно (Geetha, Sankaran, 1986).

В русскоязычной литературе число специальных работ, посвященных фауне копрофильных стафилинид, невелико. В работе М. Чильдебаева с коллегами содержатся сведения о более чем 80 видах Staphylinidae, встречающихся в навозе и на падали в Джунгарском Алатау. По количеству видов здесь преобладают представители родов *Philonthus*, *Oxytelus* (Чильдебаев и др., 1990). В диссертации В. Кашеева, посвященной Oxytelinae бывшего СССР, имеются данные обо всех копрофильных видах этого подсемейства, встречающихся в регионе (Кашеев, 1994). Данные о копрофильных стафилинидах пастбищ Центральной Сибири есть в статье В. Винокуровой (Винокурова, 1992). В кратком сообщении Г. Веселкина (1979) для Сибири приводятся в качестве обитателей помета домашних животных *Philonthus politus*, *Ph. rectangularis*, *Ph. sordidus*. В цикле работ ученых Сибири и Дальнего Востока, посвященных фауне стафилинид, содержатся данные о встречаемости и биотопическом распределении ряда копрофильных видов, причем некоторые приводятся впервые для региона (Шилов, Шиленков, 1977; Бабенко, 1980; 1988; Псарев, 2010 и др.).

В работах А. Рузимурадова и Н. Азизова имеются сведения о фаунистическом составе и экологии стафилинид (главным образом *Philonthus* spp. и *Aleochara* spp.) животноводческих помещений и пастбищ Узбекистана (Азизов, 1973; Рузимурадов, Азизов, 1987). На Украине изучением стафилинид в

животноводческих комплексах и на пастбищах занимались К. Корж и И. Машкей с коллегами (Корж и др., 1980).

Являясь постоянной и многочисленной составляющей комплекса копрофильных организмов, стафилины влияют на многие процессы, проходящие в этой сложной биосистеме. В литературе имеются сведения об участии стафилинов в регуляции численности яиц и личинок паразитических нематод (Зибницкая и др., 1991; Кашеев, Зибницкая, 1993; Зибницкая, Кашеев, 1995). Одним из основных аспектов изучения копрофильных стафилинов является выявление их роли в регуляции численности популяций синантропных и зоофильных мух, использующих для развития преимагинальных стадий помет животных на пастбищах и фермах. С этой точки зрения важное значение имеет род *Aleochara*, имаго которого являются хищниками, а личинки – паразитами куколок мух. В.Сычевская указывает Aleocharinae как естественных врагов синантропных мух семейства Sarcophagidae в Средней Азии (Сычевская, 1972). М. Чильдебаев для юго-востока Казахстана приводит 6 видов рода *Aleochara* (*A. bipustulata*, *A. intricata*, *A. bilineata* и др.) в качестве широко распространенных и многочисленных паразитов синантропных и зоофильных мух, играющих одну из ведущих ролей в регуляции их численности (Чильдебаев, 1990б). В сводке Л. Печке и Д. Фалднера приводятся данные об экологии, биологии, поведении и распространении 20 видов паразитов подсемейства Aleocharinae (Peschke, Fuldner, 1977). В статье Д. Климазевского и Р. Блюме имеются сведения о хозяевах *Aleochara verna* и *A. notula* (Klimaszewski, Blume, 1986). В Миссури пупарии *Musca autumnalis*, *Neomyia cornicina* (Muscidae) и *Ravinia querula* (Sarcophagidae) заражаются *Aleochara bimaculata* (Thomas, Wingo, 1968). На западе штата Небраска (США) в пупариях *Haematobia irritans* (Muscidae), собранных в коровьем помете, вывелись *Aleochara bipustulata* (Schreiber, Campbell, 1986). В Центральной Калифорнии в пупариях нескольких видов мух-копрофагов на разных типах пастбищ обнаружено три вида *Aleochara* (Wharton, 1979). Е. Райт с коллегами отмечает *Aleochara* spp. как паразитов выплаживающихся в помете *Borborillus marginatus* Duda (Spherozeridae), *Sepsis tropica* F. (Sepsidae), *Haematobia thronxi*

potans L., *Musca domestica* L. и *Orthelia peronii* F. (Muscidae) (Wright et al., 1989). В восточной части Центрального Техаса в куколках 10 видов копрофильных мух семейств Anthomyiidae, Muscidae, Sarcophagidae и Sepsidae паразитируют три вида *Aleochara* (Blume, 1986). Здесь же в Техасе, в округе Берлсон, в пупариях копрофильных мух, развивающихся в помете коров, паразитирует *Aleochara notula* (Hunter et al., 1986). В Индии на *Musca domestica*, развивающейся в помете крупного рогатого скота, паразитирует *Aleochara puberula* (Geetha, Sankaran, 1977).

В литературе упоминается и о паразитировании на мухах помимо Aleocharinae других стафилинид. Так, О.Бахаруддин, с коллегами сообщают о подобных отношениях между *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) и *Anotylus latiusculus* (Coleoptera, Staphylinidae: Oxytelinae). По их данным, из 242 пупариев *M. domestica*, собранных в Малайзии, два оказались инвазированными *A. latiusculus* (Baharudin et al., 1991). Однако, на наш взгляд, эти сведения требуют проверки, поскольку речь идет, скорее всего, не о паразитизме.

Хищные стафилиниды также являются одним из основных факторов, влияющих на численность популяций копрофильных мух. Еще в XIX веке И.А. Порчинский писал о питании стафилинид имаго копрофильных мух во время яйцекладки и питания, и о поедании *Philonthus* личинок мух (Порчинский, 1885). Известны случаи успешного применения ряда видов в качестве агентов биоконтроля за численностью мух, имеющих медико-ветеринарное значение (Машкей, 1985; Clausen, 1940). В сводке Д. Гуда и П. Гиллера содержатся сведения о пищевых объектах 140 видов имаго и 30 видов личинок стафилинид, многие из которых являются облигатными или факультативными копробионтами (Good, Giller, 1991). В качестве эффективных хищников, уничтожающих личинок мухи *Musca vetustissima* (Diptera, Muscidae), размножающихся в помете коров на юго-западе Австралии, отмечены *Leptacinus socius* и *Philonthus subcingulatus* (Calver et al., 1986). Как облигатный хищник навозных и падальных мух, имеющий ряд своеобразных адаптаций, известен *Leistotropus versicolor* (Forsyth, Alocock, 1990). Пять жуков *Philonthus flavolimbatus* в лабораторных и полевых опытах уничтожали потомство мухи

Haematobia irritans (Diptera, Muscidae), вышедшее из 100 яиц, от 72 до 91%, а десять особей – до 99% (Harris, Oliver, 1979; Roth, 1983). На юге центральной части Британской Колумбии (Канада) на воспроизводство *Haematobia irritans* оказывает сильное влияние *Philonthus cruentatus* (Macqueen, Bierne, 1975). Д. Рот в качестве активных хищников, поедающих *Haematobia irritans*, приводит *Philonthus flavolimbatus*, *Ph. cruentatus* и *Ph. rectangulus* (Roth, 1982). Различными стадиями развития *Haematobia irritans* питаются *Philonthus agilis* и *Ph. concinnus* (Fincher, 1995), *Ph. minutus*, *Ph. flavicinctus*, *Ph. longicornis* (Fincher, Summerlin, 1994). В Аргентине хищные *Philonthini* также являются перспективными агентами биоконтроля за численностью пастбищных мух (Walsh, Cordo, 1997). В животноводческих помещениях Украины отмечена роль хищных стафилинид (*Philonthus nitidulus* и др.) в снижении численности популяций вредных видов мух (Корж и др., 1980; 1983; 1984). М. Чильдебаевым получены данные о 22 хищных видах Staphylinidae, участвующих в регуляции численности преимагинальных фаз развития синантропных видов мух на юго-востоке Казахстана. Самыми эффективными "пожирателями" среди задействованных в опытах видов оказались представители рода *Philonthus* – *Ph. nitidulus*, *Ph. splendens*, *Ph. politus* и др. (Чильдебаев, 1990 б).

Таким образом, экосистемная роль этой группировки насекомых копрофильных жесткокрылых велика. Интерес к изучению копрофильных жесткокрылых, начатому еще Ж. Фабром, не угасает до сих пор, поскольку позволяет решать вопросы, связанные не только с пониманием их роли в сообществе помета, но и с расшифровкой механизмов процессов, происходящих в системах более высокого ранга. Жесткокрылые являются необходимым элементом деструктивного блока пастбищных экосистем, участвуют в регуляторных процессах, контролирующих численность пастбищных беспозвоночных, некоторые способствуют циркуляции гельминтозов, и, в то же время, служат одним из звеньев пищевых сетей. Работы в этом направлении проводятся во всем мире, причем в качестве приоритетных исследований можно выделить такие как изучение особенностей

региональных фаун, экологии и биологии отдельных видов; выявление биотических связей и оценка значимости видов в сообществе помета и пастбищных экосистемах; определение медико-ветеринарного значения видов и потенциала копрофагов, хищных и паразитических форм в борьбе с вредными видами беспозвоночных; изучение влияния применяемых для борьбы с копрофильными мухами инсектицидов на нецелевую фауну помета.

ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РУССКОГО АЛТАЯ

Применительно к наименованию различных частей обширной Алтайской горной системы в литературе используют следующие основные топонимы: Русский (в советское время – Горный), Монгольский (собственно Монгольский и Китайский), Гобийский, Казахский, Рудный. В ряду этих понятий смешиваются как административно-политические, так и природные основания деления (Черных, 2012).

В данной работе под термином «Алтай» мы понимаем часть Алтайско-Саянской горной страны, а именно Алтайскую горную провинцию, лежащую в границах Российской Федерации.

На севере и северо-западе рассматриваемый регион граничит с Кузнецким Алатау, Салаирским кряжем, Горной Шорией и Западно-Сибирской равниной. На востоке Алтай примыкает к Саяно-Тувинскому нагорью. На западе отроги Алтая спускаются к Прииртышской депрессии. Южная граница проходит по тектоническому разлому между Южным Алтаем и Зайсанской впадиной. Алтай делят на пять частей: Южный, Восточный, Центральный, Северо-Западный и Северо-Восточный, из которых южный и Восточный лежат в пределах Республики Казахстан, а остальные на территории двух субъектов Российской Федерации – Алтайского края и республики Алтай.

Восточный Алтай образован хребтами различного простирания: северо-восточного, северного и северо-западного с максимальными высотами более 3000 м (Сайлюгем, Шапшальский и др.).

В Центральный Алтай входят основные горные цепи – Катунский хребет с г. Белуха (4506 м), Северо-Чуйский и Южно-Чуйский хребты. К западу хребты снижаются до 2600 м (Холзун). Между хребтами располагаются межгорные впадины

— степи: Уймонская, Абайская, Курайская, Чуйская и плоскогорье Укок. Все они прорезаны речными долинами.

Северо-Западный Алтай состоит из средневысотных хребтов, веерообразно отходящих от хребтов Центрального Алтая,— Теректинского и Листвяга. Северо-Восточный Алтай расположен между Северно-Чуйским и Теректинским хребтами на юге, Салаирским кряжем и Кузнецким Алатау на севере. Хребты разделены глубокими долинами и Чулышманским нагорьем, по которому протекает р. Чулышман, впадающая в Телецкое оз.

В природном облике Алтая большое значение имеют крупные межгорные впадины. Они простираются между хребтами, при этом высота днищ впадин увеличивается к востоку. Превышение хребтов над впадинами достигает 2000—3500 м. Так, например, над Уймонской котловиной поднимаются почти отвесными стенами склоны Теректинского и Катунского хребтов. Межгорные впадины тектонического происхождения, но они изменялись в результате деятельности рек, ледников и озер. Днища их заполнены моренами, флювиогляциальными, аллювиальными и озерными отложениями. Современные реки пропилили эти отложения, образовав серии террас. На террасах сформировались степи: Чуйская, Курайская — на р. Чуе, Уймонская — на р. Катунь. Степи расположены на различных высотах: самая высокая из них Чуйская (1750 м), по краям степи поднимаются лесистые склоны хребтов, относительная высота которых 2000 м и выше.

Климат Алтая континентальный. Он отличается от климата Западно-Сибирской равнины большей мягкостью: зима теплее, лето прохладнее, осадков больше. Арктические воздушные массы, сильно трансформированные, доходят до северных отрогов гор, проникают по долинам во внутренние территории и оказывают влияние на типы погоды. Влияние западной циркуляции в формировании типов погоды является часто определяющим с высоты 1000—1200 м. Основное количество влаги выпадает из воздушных масс, приходящих с Атлантического океана (до 80%). Они распределяются неравномерно. На западе Алтая количество осадков доходит до 1500 мм и более в год (например, на Катунском хребте — до

2500 мм), а на юго-востоке Алтая — до 200—300 мм. Наибольшее количество выпадает в теплый период года. Зима на Алтае холодная, малоснежная в предгорьях и в межгорных котловинах и многоснежная в горах. Отрог Азиатского максимума проходит через Южный Алтай, поэтому зимой господствуют сухие холодные юго-западные ветры. В котловинах застаивается холодный воздух: там развивается безветренная, безоблачная, сильно морозная и даже жестоко морозная погода с температурной инверсией. Так, на высоте 450 м средняя температура февраля —22,3 °С, а на высоте 1000 м — только —12,5 °С. В Чуйской степи средняя температура января —31,7 °С, абсолютный минимум достигает —60,2 °С. Высота снежного покрова всего 7 см, на глубине 1 м развита многолетняя мерзлота.

На севере и западе Алтая преобладает умеренно морозная и значительно морозная погода. На западных склонах хребтов (особенно на высотах более 1000 м) и в долинах, открытых на запад, в связи с преобладанием западных влажных ветров выпадает большое количество снега. Лето на Алтае значительно прохладнее и короче, чем в соседних равнинных степях. В закрытых межгорных долинах и на высоких плато в июле возможны ночные заморозки, падение температуры до — 5 °С, снегопады и образование льда на озерах и болотах. Средняя температура июля в предгорьях доходит до + 19 °С, а на высоте 2000 м + 8—10 °С. На некоторых хребтах уже на высоте 2300 м проходит снеговая линия. В Западном и Северном Алтае преобладает пасмурная и дождливая погода, поэтому процесс прогревания ослаблен. Средняя температура июля + 18,4 °С. Максимальная температура достигает в Чемале +37,5 °С. В межгорных котловинах Центрального Алтая в связи с поднятием территории пасмурно и дождливо, а засушливая погода бывает редко. Эти равнины достаточно увлажнены и среднюю температуру июля имеют + 15,8°С.

В северо-западных и западных предгорьях степи равнин переходят в горные степи и лесостепи. На склонах гор Алтая господствует лесной пояс, сменяющийся на наиболее высоких хребтах поясом субальпийских, альпийских лугов и горной тундрой, над которой на многих высоких вершинах

располагаются ледники. В северных и западных частях Алтая границы всех поясов ниже, чем на южных и восточных. Так, например, нижняя граница лесов на западе находится на высоте 350 м.

Степи расположены на различных высотных уровнях и в разнообразных морфологических и климатических условиях, поэтому они резко отличаются друг от друга и подразделяются на два типа.

- *степи холмистых предгорий*. По северо-западным и западным предгорьям Алтая тянутся сплошной полосой. Северные и западные разнотравно-дерновиннозлаковые и разнотравные степи состоят из злаков (ковыли, типчак, тонконог), разнотравья (ветреница, герань, ирис и др.). Но с повышением предгорий и увеличением осадков появляется много кустарников жимолости, таволги, шиповника, бобовника. Под степями развиты преимущественно на лёссовидных суглинках обыкновенные черноземы и горные черноземы, переходящие в лесостепи в горные лесные серые почвы. Поймы степных рек заняты густыми лиственными лесами из осокорей, или черных тополей, серебристых тополей и ив. Степи используют как пастбища, но часть их территории распахана.

- *горные степи*. Развиты отдельными пятнами по долинам, котловинам и плато. Климат их отличается большей континентальностью: в связи с застоем холодного воздуха зимой температура очень низкая, лето теплое и увлажненное. Дождевые воды быстро проникают в более глубокие горизонты, и степь остается сухой, поэтому там развивается ксерофитная растительность на южных черноземных и каштановых почвах, а местами и на солончаках. В степях появляются субальпийские луговые виды, например эдельвейсы, астрагалы и остролодочники. В юго-восточной части Алтая на высотах 1500— 2200 м развиты высокогорные степи. Под сильно разреженным травянистым покровом формируются бурые и каштановые карбонатные почвы и даже солончаки (на поймах Чуйской степи). Растительный покров образован галечниковым ковылем, астрагалом, остролодочниками, караганой и др. Наиболее низкие степи распаханы.

Горно-лесная зона занимает около 70% площади Алтая. Леса образованы в основном хвойными породами: лиственницей, елью, сосной, пихтой и кедром. Наиболее распространена лиственница. Сосна растет в предгорьях и поднимается по склонам до высоты 700 м. Лиственница занимает почти все склоны гор в центральных районах Алтая, часто поднимаясь до верхней границы лесов, где она вместе с кедром образует лиственнично-кедровые леса. Иногда лиственница спускается по долинам рек в лесостепь и степь. Выше 700 м в лесном поясе господствуют светлые лиственничные леса. Они имеют парковый характер: деревья растут разреженно, солнечные лучи проникают свободно. Поэтому в этих лесах обильный и разнообразной травяной покров, состоящий из ирисов, огоньков, анемонов. В краевых частях гор склоны покрыты осиново-пихтовыми лесами, так называемой черневой тайгой. В верхних частях лесного пояса встречаются кедровые леса. Кедр поднимается по склонам гор часто выше других хвойных деревьев, образуя верхнюю границу лесного пояса. Под лесами развиты разнообразные горно-таежные подзолистые, горные бурые лесные и серые лесные почвы. Лесной пояс по направлению с севера на юг и с запада на восток в связи с убыванием осадков и увеличением сухости воздуха сокращается и поднимается в горы. Верхняя граница лесов в Западном и Северо-Западном Алтае находится на высоте 1700—1800 м, в Центральном Алтае - 2000 м, Наиболее высоко леса поднимаются в Чуйских хребтах, до 2300-2465 м. У верхней границы леса среди отдельных деревьев распространены кустарниковые заросли из карликовой березы с примесью можжевельников, стланцев, ивняков, жимолости, красной смородины. Заросли кустарников чередуются с высокотравьем. Высота злаковоразнотравных субальпийских лугов достигает 2 м; они состоят из ежи, овса, мятлика. Много крупнолистных двудольных: горец, зонтичные. Их сменяют альпийские луга, которые характеризуются сравнительно небольшой высотой. Слагающие их травы отличаются крупными и ярко окрашенными цветами: сибирский водосбор с синими цветами, огоньки, или жарки, оранжевого цвета, анютины глазки от желтого до темно-синего цвета, белые

анемоны, маки, лютики, горечавки с густо-синими бокалообразными цветами. Субальпийские и альпийские луга доходят до 2800 — 3000 м. Эти богатые луга используют как горные пастбища для животноводства. Над альпийскими лугами поднимаются горные тундры, которые граничат с вечными снегами и ледниками. Для тундр характерно чередование щебнистого или каменистого грунта, лишенного почвенного слоя и заболоченных участков. В мохово-лишайниковых горных тундрах с мхами и лишайниками растут карликовая береза и карликовая ива высотой 50—70 см (ерниковая тундра). Дриадовые тундры располагаются в местах, где ослаблена ветровая деятельность и больше скапливается зимой снега.

На Алтае можно проследить горно-степную, горно-лесную и высокогорную высотные зоны, которые на разных участках могут отличаться (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Ревякин и др., 1995). На севере и западе предгорные луговые степи переходят в темнохвойные леса, которые могут простираться до вершин и кое-где сменяться субальпийскими и альпийскими лугами. На юго-востоке лесная зона отсутствует, и сухие степи межгорных котловин переходят на высоте 2000—2200 м в остепненные высокогорные луга или горную тундру. На юге предгорья и склоны гор до 800-1500 м заняты горными степями: внизу – полынно-типчаковыми, выше – дерновинно-злаковыми и кустарниковыми. До 1800-2000 м простирается горно-лесная зона, состоящая из зарослей низкорослых кустарников и субальпийских лугов в нижнем поясе и альпийских лугов в верхнем.

Животный мир Алтая богат и разнообразен. На степных участках преобладают грызуны – суслики, сурки, мышевидные грызуны, из других групп – зайцеобразные, барсуки. В горно-лесной зоне типичны медведь, кабарга, марал, мелкие куньи и грызуны. Из диких животных, помет которых заселяется копрофильными насекомыми, можно отметить грызунов - сусликов и сурков, ежей, копытных (марал, кабарга, косуля), бурого медведя, обыкновенную лисицу и некоторых других крупных животных. Эти субстраты служат «резервным» субстратом для облигатных копробионтов в период отсутствия выпаса.

Пастбища Алтайской горной области Южной Сибири имеют свои особенности, сказывающиеся на формировании комплексов копрофильных насекомых. Пастбища на Алтае располагаются в горно-степной, горно-лесной и высокогорной зонах и имеют разное сезонное использование – от зимних внизу до летних в высокогорье. Травы высокогорных лугов отличаются высоким содержанием питательных веществ и продуктивностью зеленой массы: от 20 до 80 ц/га, в некоторых случаях – до 130 ц/га (Гвоздецкий, Михайлов, 1987). Выпасаются все виды домашнего скота – козы, овцы, коровы, лошади, местами яки, верблюды. Развито животноводство мясошерстного, мясомолочного направлений. Все доступные пастбища интенсивно эксплуатируются, на некоторых участках вблизи поселений человека наблюдаются явления перевыпаса. Это создает благоприятные условия для выплода синантропных мух. Помимо пастбищных форм (*Ravinia striata* F., *Mesembrina meridiana* L., *Orthellia caesarion* Mg., *Musca autumnalis* Deg. и др.), непосредственно на пастбищах встречаются полупоселковые и поселковые виды (*Morellia hortorum* Flln., *Myospila mediatunda* F., *Musca domestica* L. и др.). Их размножение обеспечивается достаточным количеством субстратов, обычных в поселениях человека и вокруг них – пищевых и бытовых отходов у юрт чабанов, трупов животных и т.п.

Интенсивное освоение горных пастбищ приводит к смене естественных биоценозов, обеднению флористического состава, исчезновению многих видов насекомых и, наоборот, массовому размножению других видов, возникновению новых биоценологических связей. Наблюдается развитие процесса синантропизации видов. Это происходит и с копрофильными насекомыми, которые в естественных условиях связаны с пометом диких животных. Переход к синантропному образу жизни осуществляется у этих видов довольно быстро при появлении человека путем смены стадий имаго и места развития преимагинальных фаз, которые теперь используют для питания помет домашних животных. Большое количество пригодных субстратов и их благоприятные микроклиматические особенности создают условия для массового размножения

отдельных видов. Обилие преимагинальных стадий развития мух и других копробионтов привлекает хищных и паразитических жесткокрылых. Этот процесс идет тем активнее, чем интенсивнее эксплуатируются пастбища. В то же время, во время перегонов вместе с выпасаемыми животными на пастбища попадают виды насекомых, уже установившие связи с человеком. Это преимущественно *Diptera* (*Muscidae*, *Sarcophagidae*, *Calliphoridae* и др.) и некоторые *Coleoptera*, которые следуя за скотом, освоили почти всю планету, за исключением полюсов, и стали космополитами. Таким образом, фаунистические комплексы копрофильных жесткокрылых на пастбищах формируются из местных видов и видов, широко распространенных в других ландшафтах. Поскольку помет является типичным азональным биотопом, присутствующим в различных природных зонах, то географическое распространение облигатных копробионтов определяется преимущественно местными климатическими факторами. Наибольшей численности на горных пастбищах достигают виды, приспособившиеся к обитанию в горах – короткому летнему периоду, довольно низкой сумме суточных температур и резкой смене погодных условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для данной работы собирался с 1997 по 2014 гг. во время экспедиционных работ в различных районах Русского Алтая. Исследования проводились на предгорных и горных пастбищах большей части хребтов, межгорных котловинах.

Маршрутные исследования сочетались со стационарными и лабораторными экспериментами. За период работ было собрано около 50 тыс. экз. насекомых, изучался материал в коллекционных фондах института зоологии и генофонда животных НАН РКазахстан (г.Алматы), Зоологического музея СО РАН (г.Новосибирск).

С целью получения как можно более полных данных по фауне копрофильных жесткокрылых изучались экскременты различных видов животных, главным образом коров и лошадей – обычных для региона домашних животных, в помете которых складывается наиболее богатое в видовом отношении сообщество копробионтов. Для получения сравнительных данных, обследовались также трупы животных, кухонные отбросы, наносы по берегам водоемов, почва и подстилка в различных биотопах, грибы, норы млекопитающих.

Копрофильные сообщества – одни из самых востребованных объектов в экологических исследованиях разнообразного характера. Важным этапом при подготовке таких исследований является выбор методов сбора насекомых, от которого зависит достоверность результатов по фауне, численности, суточной активности, сезонной динамике, предпочитаемых биотопах и многих других характеристик изучаемых групп. При взятии проб использовались как общепринятые методики сбора материала, (ручная выборка, почвенное сита, флотация), так и оригинальные. Как показывает опыт, использование только ручной выборки из субстрата не дает полных данных и трудоемко, поэтому при изучении копро- и некрофильных насекомых широко используются ловушки различных конструкций (Фасулати, 1971; Кашеев и др., 1997; Shubeck, 1968, 1976; Nuorteva, 1970 и др.). В основе их действия лежит

использование развитых у насекомых этих группировок поисковых реакций (запаховых, зрительных) и миграционных способностей, связанных с эфемерностью субстрата и необходимостью перемещений в поисках нового. В настоящее время в свободном доступе появляется много современных материалов и подручных средств, дающих возможность изготовления различных устройств, позволяющих повысить эффективность сборов, оградить исследователя от контакта с приманкой при выборке насекомых (Цуриков, 2006; Зинченко, 2007 и др.).

Разработанные нами методы позволяют получать большой объем материала, что увеличивает достоверность получаемых данных. Помимо этого, они значительно экономят время исследователя, снижают трудоемкость работ по изучению всего комплекса копробионтов, поэтому ниже мы опишем некоторые из использованных нами приспособлений и устройств подробнее.

Преимагинальное развитие большинства копробионтов проходит в субстрате, здесь протекает развитие и питание личинок и, часто, в нем же происходит окукливание насекомых. Поиск мелких куколок и пупариев мух в субстрате для последующего выведения из них паразитоидов практически безнадежен или, в лучшем случае, малоэффективен. При изучении и механизма естественной регуляции численности копрофильных мух хищниками и паразитоидами, часто бывает необходимо получить большое количество пупариев или полностью извлечь их из субстрата. Как показала практика, способы, предложенные в методических руководствах (Фасулати, 1971; Бызова и др., 1987; Душенков, Макаров, 2000 и др.), мало пригодны для достижения этих целей. Нами разработаны оригинальные устройства и способы, значительно облегчающие работу с преимагинальными стадиями мух и другими субстратными насекомыми.

Для получения всех пупариев мух, развивающихся в определенном объеме субстрата, служит простое, но эффективное устройство (рис.1). Оно состоит из столика 1 и поддона 2. Между краями поддона и верхним краем столика имеется щель 3, ширина которой не позволяет личинкам мух

преодолеть расстояние между краями столика и поддона (не менее 1 см, исходя из наибольшего размера личинки).

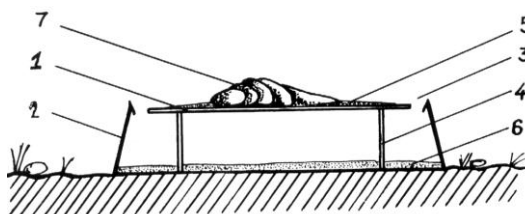


Рис. 1. Устройство для сбора пупариев мух, развивающихся в порции субстрата (пояснения в тексте)

Корпус удерживается на четырех стойках 4, поверхность его изготавливается шершавой и на нем помещается тонкий слой почвы 5, который облегчает личинкам передвижение по поверхности поддона. На столик помещается субстрат 7, служащий местом развития личиночных стадий мух (помимо экскрементов животных, это может быть падаль, грибы пищевые отходы и т.п.). Стенки корпуса поддона имеют угол наклона от 50 до 70° и загнутые внутрь края, что препятствует расползанию личинок. Величина угла наклона подобрана экспериментально, при таком его значении личинки не могут передвигаться по стенкам корпуса. На дно корпуса насыпается слой песка или почвы 6 толщиной 3-5 см, в котором окукливаются личинки мух. На поверхность столика помещается порция задействованного в эксперименте субстрата, и все устройство устанавливается в выбранном, исходя из целей исследования, биотопе. Закончившие питание личинки мух расползаются из субстрата и через щель падают на дно поддона, где и окукливаются в слое почвы. После экспозиции, длительность которой определяется условиями эксперимента, столик вынимается из корпуса поддона и пупарии выбираются путем просеивания субстрата через почвенное сито.

Применение этого устройства снижает трудоемкость процесса сбора пупариев в десятки раз. Большие серии пупариев, собранных с его помощью, позволяют получать достоверные данные о степени их ивазированнойности

паразитическими жесткокрылыми рода *Aleochara* (Staphylinidae), их биотопической приуроченности. Устройство легко транспортируется и подготавливается к работе за 10-15 минут.

Подавляющее большинство личинок мух после питания покидают субстрат в поисках более подходящих условий для окукливания. Личинки расползаются в разные стороны на довольно значительное расстояние (до 3 м) и окукливаются в почве на глубине 2-4 см. Поиск и сбор пупариев в этом случае очень трудоемок и малоэффективен. Для сбора этой категории пупариев рекомендуем специальные земляные сооружения в виде канавок и насыпей, которые опоясывают субстрат (рис.2). Размеры канавок около 15 см шириной и 10 см глубиной. Дно канавки взрыхляется. Размеры земляной насыпи около 20 см шириной и 10 см высота. Канавки и насыпи можно использовать как отдельно, так и в сочетании друг с другом. Как показала практика, окукливание расползающихся личинок мух происходит в строго определенных местах - на дне канавок, реже внутри насыпи. Пупарии в дальнейшем выбираются с помощью почвенного сита. Земляные сооружения позволяют собрать практически все пупарии. Кроме того, этот метод дает возможность получать данные о среднем количестве мух, завершивших свое развитие в отдельной порции исследуемого субстрата.

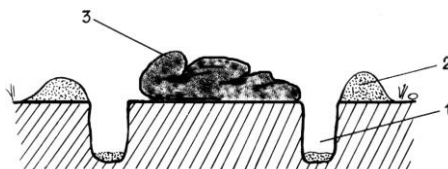


Рис. 2. Приспособления для сбора пупариев мух, развивающихся в помете животных

1 – канавка; 2 – насыпь; 3 – субстрат.

Для сбора пупариев мух нами использовалось устройство (рис. 3), состоящее из поддона 1 с просеянной почвой и мелкочаистой сетки 3 с бортиком 2.

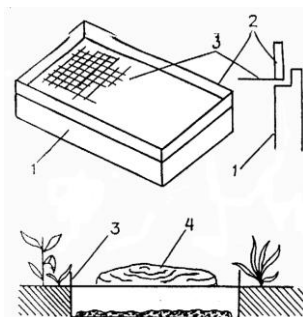


Рис. 3. Устройство для сбора личинок и куколок копрофильных насекомых (пояснения в тексте)

Поддон вдавливается вровень с поверхностью почвы, которая слегка увлажняется. Затем поддон покрывается сеткой, на которую помещается свежий помёт 4 таким образом, чтобы структура его была не нарушена. В течение 1-2 суток помёт заселяется личинками мух, хищными и паразитическими жесткокрылыми и другими копробионтами. Личинки мух старших возрастов уходят для окукливания в почву поддона. Пупарии собирают просеивая почву, через некоторое время, достаточное для инвазирования их личинками стафилинид рода *Aleochara*.

При фаунистических и экологических исследованиях нами применялась "оконная" ловушка с приманкой. От известных моделей оконных ловушек разработанная модификация отличается простотой конструкции и транспортабельностью, что является неоспоримым преимуществом при проведении маршрутных исследований.

Ловушка (рис. 4) состоит из прозрачной рабочей плоскости 1, выполненной из оконного стекла, стоек 2, растяжек 3 и корытца-приемника 4. Наиболее оптимальные размеры стекла 50 x 100 см. Стекло устанавливается вертикально с помощью стоек и растяжек. Под стекло помещается приемник с фиксирующей жидкостью (раствор формалина, уксусной кислоты с моющей жидкостью).

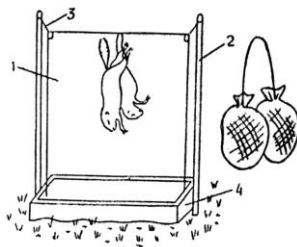


Рис. 4. Оконная ловушка с приманками (пояснения в тексте)

На стекле закрепляется приманка (помет животных, трупы мелких грызунов и птиц, грибы, пищевые отходы и т.п.), которая помещается в две мелкоячеистые сетки (нами использовались сетки для мелкой фасовки овощей), соединенные между собой бечевкой и подвешивается на стекло таким образом, чтобы исследуемый субстрат находился по обе стороны стекла. Если в роли приманки используются трупы мелких позвоночных, то использование сетки не обязательно, их связывают бечевкой между собой и подвешивают на стекло описанным выше способом.

Хорошие результаты дает применение нескольких оконных ловушек, устанавливаемых в различных станциях биотопа. С их помощью удобно проводить изучение суточной и сезонной динамики активности и изменения направления лета насекомых, сукцессионные изменения их видового состава в зависимости от сроков существования субстрата.

Для сбора материала и изучения некоторых экологических особенностей копрофильных жесткокрылых нами применялась "ловчая пирамида" (рис.5).

Ловушка состоит из ловчей камеры 1. Верхняя ее стенка 2 расположена к ее боковой стенке 3 под острым углом, вершина которого направлена в сторону от грани пирамиды. На днище ловчей камеры по углам имеются отверстия 5, под которыми закреплены сосуды-приемники 4 для сбора насекомых. Усеченная пирамида изготовлена из пластин прозрачного оргстекла 6, устанавливаемых под углом к днищу ловчей камеры. Верхняя часть пирамиды имеет отверстие 7, размеры

которого колеблются от 8X8 до 12X12 см. Боковые стенки также имеют отверстия 8 диаметром 1-2 мм. Угол наклона граней пирамиды должен быть около 50°, так как при меньших его значениях насекомые могут покидать ловчий пояс, или просто не попадают в него. На верхней стенке 2 камеры 1 устанавливается крышка 9, регулирующая зазор между краем крышки и гранью пирамиды.

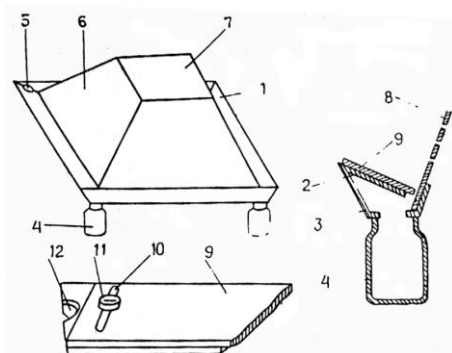


Рис. 5. Ловчая пирамида (пояснения в тексте)

Перемещение крышки 9 осуществляется посредством прорези 10 и зажимного винта 11. На верхней стенке 2 имеется отверстие 12, соосное отверстию 5. Внутренняя поверхность камеры 1 окрашена в темный цвет. Для лучшей уловистости к верхнему ребру пирамиды приклеивается по периметру полоса плотной ткани или клеенки, это предотвращает проникновение наползающих жесткокрылых к приманке, минуя ловчий пояс. Ловушка работает следующим образом. Внутрь пирамиды помещается приманка или все устройство помещается на исследуемый субстрат. Приемники 4 вкапываются в таком образом, чтобы днище камеры 1 легло на поверхность почвы. Привлекаемые запахом приманки, исходящим через отверстия 7 и 8, летящие жесткокрылые ударяются о пластины 6 и скатываются через зазор в камеру 1. Бега по дну камеры в поисках выхода, они попадают в приемники 4. Передвижению к углам камеры способствуют и отверстия 12, которые позволяют

использовать эффект фототаксиса. Сосуды 4 выполнены съемными, и через определенное время пойманные насекомые пересыпаются из них в пробирку.

Богатые сборы копрофильных жесткокрылых дает еще одно устройство в виде пирамиды (рис. 6).

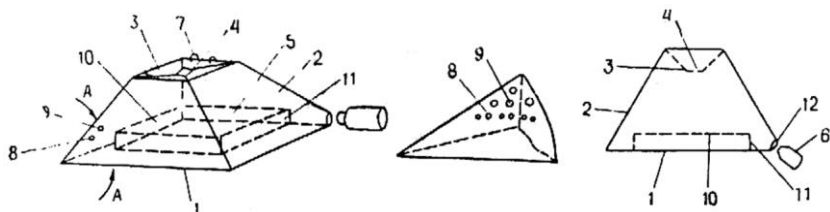


Рис. 6. Устройство для сбора копрофильных насекомых
(пояснения в тексте)

Данная конструкция состоит из корпуса в виде усеченной пирамиды, дно 1 которой образовано большим ее основанием, а бока 2 в вид наклонных плоскостей из оргстекла, и крышки 3, установленной на меньшем основании и выполненной в виде пирамиды без основания и крышки, обращенной вершиной с отверстием 4 внутрь корпуса. Камера 5 служит для помещения приманки, сосуд 6 – для сбора насекомых. Крышка крепится на корпусе с помощью шарниров 7. Боковые плоскости 2 имеют угол наклона $30 - 45^\circ$ и имеют отверстия разного диаметра 8 (1-2 мм) и 9 (4-5 мм). Количество больших отверстий должно быть 15-20% от общего числа отверстий, при большем количестве возможен вылет мелких Staphylinidae. Кроме того, крупные виды жуков могут проникать к приманке через отверстие 4. Камера 5 представляет собой призматическую рамку из оргстекла, затянутую сверху мельничным газом. В одном из углов корпуса имеется отверстие 12, к которому с помощью резьбового соединения крепится приемник 6. Ловушка помещается на приманку, нижние грани плоскостей 2 присыпаются почвой. Привлекаемые запахом приманки, насекомые попадают внутрь корпуса либо через отверстие 4, либо через 8 и 9. Гладкая внутренняя поверхность с

отрицательным углом наклона не позволяет им выбраться из ловушки. После экспозиции, длительность которой определяется целями исследования, для выборки насекомых ловушку поднимают и встряхивают, пока все они через отверстие 12 не попадают в приемник 6.

Подобный принцип действия заложен еще в одном устройстве (рис. 7).

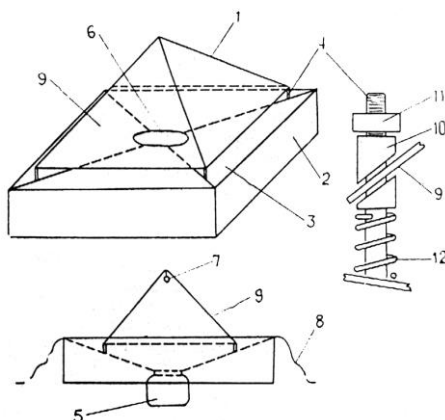


Рис. 7. Ловушка для копрофильных насекомых
(пояснения в тексте)

Устройство состоит из двух частей в виде установленных друг на друга пирамиды 1 и поддона 2, между которыми имеется щель. Верхняя пирамида 1 имеет прозрачные грани 9 с углом наклона около 50° . Значение больше 60° и меньше 45° резко снижают уловистость ловушки. Изнутри на вершине пирамиды имеется крючок или кольцо 7 для закрепления приманки. В углах пирамиды 1 имеется ушко с отверстием, в которое входит шпилька 4, укрепленная на поддоне. Шпилька с помощью гайки 11, двух косых шайб 10, сделанных из трубки подходящего диаметра, и пружины 12 позволяет регулировать зазор рабочей щели. Поддон имеет гладкие пластины 3 с углом наклона, близким к 30° , необходимым для попадания насекомых через центральное отверстие 6 в сосуд-приемник, закрепленный с помощью резьбового соединения. По бокам поддона

приклеиваются полосы прочной ткани или клеенки шириной около 20 см для напользающих насекомых.

После закрепления приманки на крючке 7 устройство устанавливается на почву над предварительно выкопанной ямкой для приемника 5. Тканевые полосы расправляются и присыпаются грунтом. Привлекаемые запахом приманки насекомые ударяются о пластины 9 и далее попадают на пластины 3, затем, скатившись через отверстие 6, оказываются в приемнике 5, откуда выбираются через временной промежуток, определенный задачами исследования.

Еще одна из моделей ловушек позволяет учитывать как хорошо летающих, так и напользающих насекомых разных таксонов, привлекаемых запахом субстрата.

Ловушка (рис.8) состоит из поддона 1 с фиксирующей жидкостью и усеченной пирамиды 2 с приманкой 3. Поддоном служит пластиковый контейнер квадратной формы со стенками высотой 4,5-5 см. Внутренняя поверхность поддона имеет светлую окраску, что облегчает выборку мелких насекомых. Пирамида представляет собой емкость с прозрачными стенками из оргстекла. Площадь дна пирамиды меньше площади дна поддона, благодаря чему между его стенками и ребрами граней дна пирамиды образуется щель шириной 4-5см, выполняющая функцию ловчего пояса.

Одна из боковых граней пирамиды соединена с основанием при помощи шарниров 4 и служит дверцей, позволяющей размещать и заменять приманку. Дверца фиксируется с помощью штырей-стопоров 5. В верхней грани располагается натянутое мельничным газом отверстие 6 для свободного распространения запаха приманки. Для размещения в поддоне пирамида имеет четыре скобы-держателя 7, под углом закрепленных в боковых гранях пирамиды с помощью резьбы. Благодаря такому способу крепления дно пирамиды находится ниже уровня почвы, что повышает уловистость устройства, и, в то же время, не контактирует с поверхностью фиксирующей жидкости. Грани пирамиды соединены между собой с помощью винтов 8, что придает конструкции необходимую жесткость и позволяет быстро разбирать и собирать ее при транспортировке.

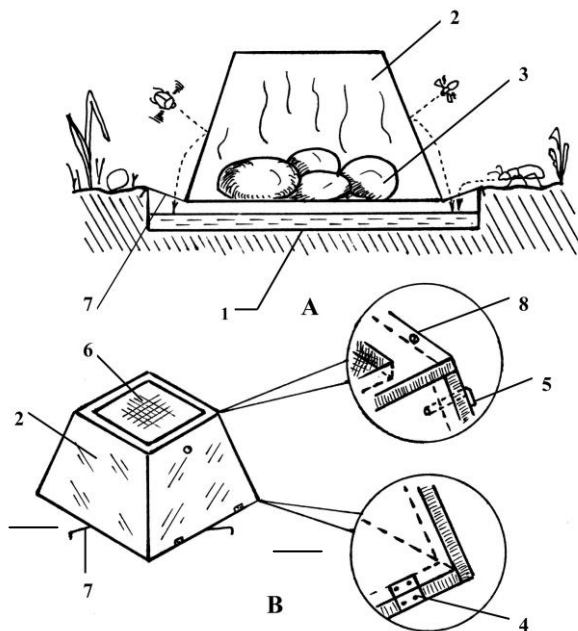


Рис.8. Ловушка для копрофильных насекомых

A – общий вид; B – детали строения пирамиды (пояснения в тексте).

Ловушка работает следующим образом. Поддон вкапывается в почву так, чтобы его края находились на одном уровне с почвой, и заполняется на 1,5-2 см фиксирующей жидкостью, в качестве которой используется 3-5% раствор уксусной кислоты или этиленгликоль с добавлением небольшого количества концентрированного моющего средства. Затем внутрь пирамиды помещается приманка (мясной фарш, рыба, падаль, помет животных и т.п.), которую лучше помещать в полиэтиленовом мешочке для обеспечения чистоты внутренней поверхности пирамиды, и пирамида располагается в центре поддона.

Насекомые, летящие на запах и вид приманки, ударяются о прозрачные грани пирамиды и падают в фиксирующую жидкость через щель между стенками поддона и гранями

пирамиды. Сюда же попадают насекомые, перемещающиеся на запах субстрата по поверхности почвы. Из жидкости-фиксатора насекомые выбираются с помощью пинцета или мелкочаеистого сита. Пойманные насекомые промываются в воде и помещаются в спирт или, после просушки, на ватный матрасик.

Предлагаемая ловушка значительно экономит время, облегчает и повышает эффективность работы исследователя при проведении полевых работ. Кроме того, в ловушке приманка изолирована от насекомых, что минимизирует контакт исследователя с потенциально опасным субстратом при выборке материала.

Ловушка и обладает универсальностью, позволяя проводить исследования, связанные не только с изучением таксономического разнообразия и экологии копрофильных насекомых, но и насекомых, населяющих другие субстраты, обладающие аттрактивными свойствами – грибами, гниющими водорослями, береговыми наносами и т.п..

При проведении почвенно-зоологических исследований широко используются ловушки Барбера с приманкой, помещаемой внутрь, однако в этом случае насекомых приходится выбирать из субстрата, что трудоемко и опасно при работе с потенциально токсичными веществами.

Предлагаемая модификация ловушки (рис.9) состоит из двух сосудов разной высоты и диаметра. Диаметр внешнего сосуда 1 на 2,0–2,5 см меньше внутреннего 2, благодаря чему между стенками сосудов образуется щель 3, выполняющая функцию ловчего пояса. Внутренний сосуд имеет крышку 4 с большим отверстием, затянутым мельничным газом, и содержит субстрат, обладающий аттрактивными свойствами 7.

Внутренний сосуд закрепляется в центре внешнего с помощью четырех скоб 5, удерживающихся в пазах стенок внешнего сосуда. Высота внутреннего сосуда меньше таковой внешнего на 6,5-7 см, что обеспечивает наличие зазора, необходимого для предотвращения контакта дна внутреннего сосуда с фиксирующей жидкостью 6. Насекомые, привлекаемые запахом приманки, в поисках доступа к ней через ловчий пояс попадают в фиксирующую жидкость, откуда выбираются через время, определяемое задачами исследования.

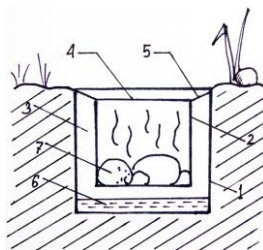


Рис.9. Ловушка для копрофильных насекомых
(пояснения в тексте)

Ловушка позволяет работать с приманками большего объема, чем обычные почвенные ловушки, и показала высокую эффективность при изучении жесткокрылых копрофильного комплекса, однако она позволяет проводить сборы насекомых, населяющих и другие субстраты, обладающие эфемерной спецификой – трупы мелких животных, грибы, гниющие водоросли и т.п.

Еще одно разработанное нами устройство отличается от своей универсальностью, так как позволяет применять различные типы приманок, даже рыхлой и жидкой консистенции, и при этом избегать контакта насекомых с субстратом, что делает работу энтомолога менее рискованной.

Схема разработанной нами модели ловушки представлена на рисунке 10.

Ловушка состоит из двух разнообъемных сосудов – коллектора 1 и вставляемого внутрь его ловчего модуля 2. Коллектор представляет собой цилиндрическую емкость, объем которой зависит от размеров приманки. Опытным путем установлено, что оптимальным является объем, равный пяти литрам, что позволяет работать с такими субстратами, как трупы мелких млекопитающих, грибы, гниющие овощи и т.п.

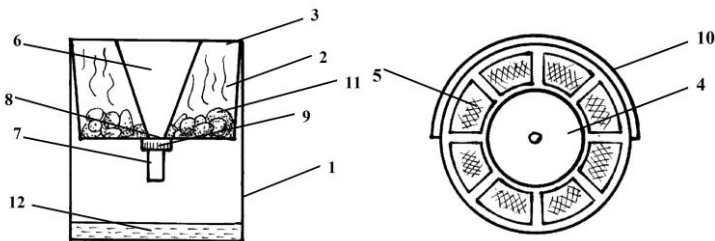


Рис.10. Устройство для сбора субстратных насекомых
(пояснения в тексте)

Ловчий модуль выполнен в виде усеченного конуса, диаметр большего основания которого равен диаметру коллектора, а диаметр меньшего основания на 1,5 – 2 см меньше диаметра коллектора, что облегчает его установку и извлечение при выборке материала. Высота ловчего модуля равна половине высоты коллектора. Модуль имеет крышку 3 в центре которой размещается круглое отверстие для конуса воронки 4, а по периферии – большие секторальные отверстия 5, служащие для свободного распространения запаха приманки, и затянутые металлической сеткой с диаметром ячеек 0,5 мм, что препятствует проникновению насекомых внутрь ловчего модуля. Практика показала, что использование для этой цели таких распространенных материалов, как мельничный газ или капроновая сетка менее эффективно, т.к. они, со временем, прогрызаются крупными жесткокрылыми. С внутренней стороны крышки в центре с помощью клея или заклепок неподвижно закреплена пластиковая воронка 6 с гладкими стенками, высота конуса которой соответствует высоте ловчего модуля. Носик воронки 7 вставляется в отверстие в дне ловчего модуля 8, имеет диаметр 1,5 см и наружную резьбу, благодаря которой крышка соединяется с дном конуса при помощи шайбы 9, навинчиваемой с внешней стороны. Крышка имеет ручку 10, облегчающую установку модуля в коллектор.

Ловушка работает следующим образом. Приманка 11 размещается в емкости ловчего модуля и закрывается крышкой, которая закрепляется с помощью шайбы 9, навинчивающейся на носик воронки. Используемый в качестве приманки субстрат

лучше помещать в полиэтиленовый мешочек, что облегчит чистку устройства по окончании полевых работ. Ловчий модуль помещается в коллектор 1, который предварительно заполняется на 4 – 5 см фиксирующей жидкостью 12, в качестве которой используется 2-3% раствор формалина, этиленгликоля или уксусной кислоты с добавлением небольшого количества моющего средства. В зависимости от изучаемой группы насекомых и решаемых задач, устройство размещается в обследуемом биотопе, где либо вкапывается вровень с почвой, либо помещается на ее поверхности, либо закрепляется в кроне дерева на определенной высоте. После экспозиции, время которой определяется целью исследования, ловчий модуль с помощью ручки 10 извлекается из коллектора. Попавшие в коллектор насекомые выбираются с помощью сита или небольшого капронового сачка. Уровень фиксирующей жидкости доводится до необходимого, и ловушка снова готова к работе.

При сборе живого материала для проведения экспериментальных работ часто возникает необходимость предварительного разделения хищных форм от паразитов, копрофагов и т.п., т.к. в дальнейшем из-за подвижности насекомых это затруднено. Для решения этой проблемы нами разработан двухкамерный эксгаустер (рис.11).

Эксгаустер имеет верхнюю 1 и нижнюю 2 камеры, соединенные между собой с помощью резьбовых колец 3 и 4. В кольцо 3 впрессована перегородка 5 с жестко соединенной трубкой 6 для сбора насекомых в нижнюю камеру 2. Перегородка имеет отверстие 7, затянутое мельничным газом. Трубка 6 имеет изгиб и выведена наружу в боковой части верхней камеры. Верхняя камера закрывается пробкой 8, имеющей два отверстия, в которые впрессованы трубка 9 для засасывания насекомых и трубка 10 для всасывания воздуха. Снизу трубка 10 затянута мельничным газом 12, что препятствует попаданию материала и частиц субстрата в трубку 10. На верхний конец трубки 10 надевается резиновая трубка 11.

Эксгаустер работает следующим образом. Исследователь через трубку 11, поднеся к объекту трубку 6, делает резкий вдох, и насекомое всасывается в камеру 2. При необходимости

разделения следующий объект всасывается в камеру 1, для чего к нему подносится трубка 9. Выборка материала проводится из верхней камеры путем снятия пробки, из нижней камеры — после откручивания ее от верхней камеры.

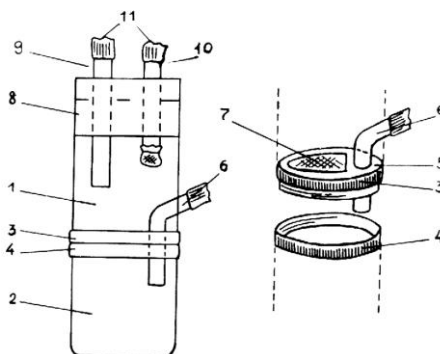


Рис. 11. Двухкамерный эксгаустер для предварительной сортировки насекомых при сборе (пояснения в тексте)

Наблюдения за поведением жесткокрылых на субстрате в полевых условиях проводились с помощью бинокля либо непосредственно на отдельных порциях помета, либо на экспериментальных площадках, представляющих собой квадратные ямы 50х50х25 см, в центр которых помещается субстрат в чуть больших объемах, чем в природе. Это увеличивает его свойства как аттрактанта, но, в то же время, почти не влияет на микробиотопические условия и поэтому не сказывается на поведении копробионтов.

Предложенные устройства, методические приемы позволяют изучить все группы жесткокрылых и других насекомых, связанных с пометом постоянно или использующих его на разных этапах жизненного цикла. Большой объем получаемого материала делает результаты исследований более достоверными.

СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Термин «сообщество» в современной экологии используется довольно широко, в разное время ему придавалось различное содержание. В свое время Э. Макфедьен (1965) проведен анализ семи типовых определений сообщества, используемых экологами-ботаниками, и экологами, изучающими животных, на основе которого он приходит к выводу, что среди главных признаков сообщества – совместное присутствие ряда видов, сочетание которых повторяется в пространстве и во времени, что является отличительным признаком конкретного сообщества; динамическая стабильность и целостность. В определении Ю. Одума (1975) сообщество – это любая совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп, что приблизительно соответствует определению биоценоза. Примерно так же трактуют понятие сообщества и ряд других авторов (Реймерс, 1980; Быков, 1988; Бигон и др., 1989 и др.), допуская, что в пределах биотического сообщества можно рассматривать отдельно сообщество растений (фитоценоз) и сообщество животных (зооценоз). Известно также определение сообщества, предложенное Р. Уиттекером (1980), согласно которому естественное сообщество - это не просто совокупность популяций, а сочетание популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, которые существуют во взаимодействии с окружающей средой и друг с другом, формируя характерные живые системы со специфическим видовым составом, структурой, условиями среды, развитием и функцией, т.е. вкладывая в понятие то, что в русскоязычной литературе определяется как экосистема. Другие полагают, что сообщества могут занимать промежуточное положение между популяциями и биоценозами, для чего используется термин «таксоцен», которым обозначают группировки какого либо таксона, входящие в состав биоценозов, где они выполняют аналогичные экологические

функции – (Роговин, 1999; Нестеренко, 2000; Кузнецова, 2002; Поздняков, 2013; Chodorowski, 1959 и др.).

По мнению же ряда авторов (Макфедьен, 1965; Джиллер, 1988) трудно обозначить границы понятия "сообщество" и часто концепция сообщества оказывается некой абстракцией. В большинстве случаев термин используется для обозначения надпопуляционных группировок организмов, и редко возникают сомнения, в каком смысле он применяется.

В данной работе мы подразумеваем под сообществом любую совокупность совместно обитающих организмов, отличающуюся от простых скоплений определенным постоянством и экологическим единством (взаимодействующих друг с другом, объединенных общими требованиями к среде). Под сообществом копрофильных жесткокрылых мы понимаем совокупность Coleoptera, имеющих облигатные или факультативные связи с экскрементами животных, т.е. совокупность, близкую к понятию таксоцена, но понимаемую несколько шире, поскольку функции жесткокрылых в биоценозе помета разнообразны – от его утилизации до участия в системных процессах сообществ более высокого ранга.

Как и всякое сообщество, сообщество копробионтов характеризуется структурным разнообразием, являющимся одной из мер биологического разнообразия. Одним из структурных компонентов любого сообщества является его видовой структура, соотношение различных видовых группировок, выделяемых по тем или иным критериям внутри сообщества.

В помете разных видов животных в регионе нами обнаружено 206 видов жесткокрылых из 56 рода пяти семейств (таблица 1).

Наиболее богато видами семейство Staphylinidae - 66,02% от общего числа видов. Значительно уступают стафилинидам в видовом разнообразии Scarabaeidae – 19,90%, Hydrophilidae и Histeridae – по 6,80%.

Одним из связующих элементов сообщества помета являются трофические связи. Анализ пищевых предпочтений и состава трофических групп показал разнообразие типов питания

и неоднородность в таксономическом составе трофических группировок у копрофильных жесткокрылых.

Таблица 1. Таксономический спектр копрофильных жесткокрылых горных пастбищ Алтая

Семейства Coleoptera	Подсемейства	Кол-во родов	Кол-во видов
Geotrupidae	Geotrupinae	2	2
Scarabaeidae	Scarabaeinae	2	7
	Aegialiinae	1	1
	Aphodiinae	1	31
Staphylinidae	Omaliinae	3	3
	Proteininae	1	4
	Oxytelinae	4	17
	Steninae	1	3
	Tachyporinae	6	28
	Aleocharinae	7	21
	Paederinae	4	8
	Staphylininae	11	52
Histeridae	Abraeinae	1	1
	Saprininae	2	6
	Histerinae	4	7
Ptiliidae	Acrotrichinae	1	1
Hydrophilidae	Sphaeridiinae	5	14
Всего	17	56	206

Ptiliidae, представленные в наших сборах ближе не определенными мелкими *Acrotrichis* spp., вероятно копромицетофаги, питающиеся в фазе имаго и личинки спорами и мицелием развивающихся в помете грибов (Криволицкая, 1989).

У копрофильных Hydrophilidae отмечается различие в питании имаго и личинок: первые - копрофаги, вторые - активные хищники. По нашим данным, *Sphaeridium*

scarabaeoides, *S. bipustulatum* на протяжении личиночной фазы съедают до 18-23 личинок мух разных возрастов.

Имаго и личинки копрофильных Histeridae являются активными хищниками, приспособленными к питанию главным образом личинками мух, хотя крупные виды, такие как *Pachylister inaequalis* в субстрате могут нападать на других жуков (*Aphodius*, *Sphaeridium*). Для большинства же гистерид основу питания составляют личинки и яйца Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae и др. семейств копрофильных Diptera, частично яйца гельминтов.

Все обнаруженные в помете Scarabaeidae – сапрофаги, специализирующиеся на копрофагии, хотя некоторые из них могут сочетать копрофагию с детритофагией, и встречаются на падали, в скоплениях разлагающихся веществ растительного происхождения. Это отмечалось для *Copris lunaris*, некоторых *Onthophagus* - *O. gibbulus*, *O. fracticornis*, *O. nuchicornis*; *Aphodius* - *A. rectus*, *A. melanostictus*, *A. pusillus*, *A. varians*, *A. prodromus* и др. (Абрамов, 1968; Николаев, 1990; Негроров, 1999, наши данные).

Staphylinidae помета в наших сборах представлены видами подсемейств Proteinae Oxytelinae, Omaliinae, Tachyporinae, Aleocharinae, Steninae, Paederinae, и Staphylininae. Трофика копрофильных стафилинид, особенно Oxytelinae, Aleocharinae, изучена лишь в общих чертах. При выделении той или иной трофической группировки мы основывались на собственных наблюдениях и аналитическом обзоре литературных данных, где сведения о характере питания некоторых видов иногда противоречивы.

В фаунистических сводках, посвященных энтомофауне помета, обычно присутствуют представители почти всех основных подсемейств Staphylinidae. Среди случайных посетителей помета часто упоминаются герпетобионтные виды подсемейств Steninae и Paederinae. Из Steninae можно отметить часть *Stenus* - *S. longitarsis*, *S. clavicornis*, *S. humilis* и некоторых других, встречающихся отдельными экземплярами, из Paederinae - единичные виды pp. *Lathrobium*, *Rugilus*, *Medon* (Чильдебаев и др., 1990; Koskela, Hanski, 1977; Hanski, Hamond, 1986). Попадая в помет, эта группа стафилинид включается в

трофические цепи, сложившиеся в сообществе. Известно, что виды *Stenus* питаются мелкой подвижной добычей, для поимки которой имеют даже специальное приспособление - хватательную нижнюю губу (Тихомирова, 1973). Очевидно, потенциальными жертвами посещающих помёт *Stenus* являются мелкие имаго двукрылых Phoridae, Sphaeroceridae, мало отличающиеся размерами от их обычной пищи. В лабораторных условиях *Stenus* могут поедать и личинок двукрылых, если покровы тех повреждены. *Lathrobium* также в опыте поедали небольших личинок мух (Бабенко, 1991).

Основная же масса стафилинид, имеющих с помётом облигатные или факультативные связи, относится к подсемействам Oxytelinae, Tachyporinae, Aleocharinae и Staphylininae.

Oxytelinae Proteinae, Omaliinae в помёте представлены преимущественно *Oxytelus*, *Platystethus*, *Aploderus*, реже *Xylodromus*, *Megarthus*, *Proteinus*, *Omalium*, *Deliphrum*, иногда добавляются *Thoracoprius*, *Phloenomus*, *Trogophloeus*, *Acrolocha*, *Osorius*, *Arpedium* (Кашеев, 1989;1994; Koskela, Hanski, 1977; Hanski, Hammond, 1986; Psarev, 1999 и многие др.). Специализированными копробионтами среди них можно считать лишь часть видов *Oxytelus*, *Platistethus*, *Aploderus*. Для видов других родов связи с экскрементами не носят облигатного характера, они попадают сюда случайно в поисках подходящих микростадий или пищи.

Имеются и литературные данные о питании части копофильных видов Proteinae. По некоторым данным, личинки *Megarthus depressus*, *M. sinuatocollis* часто встречающихся в помёте коров – микромицетофаги, питаются спорами грибов (Kemner, 1925). По другой информации виды *Megarthus* - сапрофаги, или типичные копрофаги (Benick, 1952; Smetana, 1958). Из Omaliinae, по мнению ряда авторов, *Omalium*, *Acrolocha*, *Arpedium* - хищники, питающиеся свежееубитыми насекомыми (Steel, 1970), другие считают их сапрофагами (Benick, 1952). Некоторые исследователи упоминают о некрофагии для *Omalium* (Потоцкая, 1967) . Часто встречающийся в помёте разных животных *Deliphrum tectum* Payk., вероятно, хищник (Koskela, Hanski, 1977), в то же время

есть информация о нахождении в кишечнике *Deliphrum* растительных остатков (Renkonen, 1948). Для Oxytelinae в целом характерно значительное разнообразие питания. Трофика большей части копрофильных оксителин изучена слабо, в литературе есть фрагментарные, часто противоречивые сведения об их сапрофагии, питании грибами, микроорганизмами (Hammond, 1976). Косвенно о питании Oxytelinae можно судить по строению мандибул, зависимость которого от характера пищи подробно рассмотрена для основных групп Staphylinidae А.Л. Тихомировой (Тихомирова, 1973). Форма мандибул, характер их прикрепления, строение дистальной части и режущего края свидетельствуют о сапрофагии оксителин, либо питании мелкой и малоподвижной добычей. *Aploderus caelatus*, один из массовых обитателей помета в ряде регионов мира - копрофаг (Hanski, Koskela, 1979). Имаго и личинки *Platistethus* питаются как сапрофаги, поедая преимущественно различные растительные остатки (Hinton, 1944; Потоцкая, 1967). У *Platistethus spiculus* в некоторых случаях копрофагия может сочетаться с некрофагией (Legner, Moore, 1977). Наряду с этим, есть литературные данные о питании копрофильных *Platistethus cornutus*, *P. nitens* живой животной пищей (Зибницкая и др., 1991). Для большей части копрофильных *Oxytelus* (*O. tetracarinatus*, *O. sculpturatus*, *O. nitidulus*, *O. hamatus* и др.) неоднократно отмечалось питание мортмассой растений, копрофагия (Hinton, 1944; Koskela, Hanski, 1977). Часть видов *Oxytelus* (*O. rugosus*, *O. laqueatus*, *O. nitidulus* и др.), помимо этого, могут сочетать сапрофагию с питанием живой пищей, являясь, таким образом, миксофагами (Тихомирова, 1973; Чильдебаев, 1990; Eghtedar, 1970). Имеется сообщение о паразитировании *Oxytelus* на синантропных мухах (Baharudin et al., 1991), однако, на наш взгляд, эта информация требует дополнительной проверки. Роль оксителин-копрофагов в утилизации экскрементов невелика, вместе с тем хищные виды Oxytelinae могут существенно влиять на численность других обитателей помета. Эксперименты с отдельными видами *Oxytelus* (*O. laqueatus*, *O. nitidulus*) показали что они питаются яйцами мух, причем интенсивность питания довольно высока - от 8 до 11 яиц в сутки (Чильдебаев, 1990). Некоторые авторы

указывают на большую роль некоторых видов оксителин в регуляции численности экзогенных фаз легочных нематод и цестод (Зибницкая и др., 1991; Зибницкая, Кашеев, 1995).

Tachyporinae не имеют четко выраженной экологической приуроченности к помету, однако *Tachinus*, *Cilea* часто фигурируют во многих фаунистических сводках, посвященных фауне копробионтов разных регионов мира, что позволяет говорить, по крайней мере, о факультативных связях некоторых видов Tachyporinae с пометом. В качестве случайных посетителей помета отмечаются *Conosoma testaceum*, *Tachyporus nitidulus*, *T. pusillus*, *T. chrysomelinus*, *Coproporus* sp. (Чильдебаев и др., 1990; Koskela, Hanski, 1977; Hanski, Hamond, 1986 и др.). Tachyporinae – хищники. При выращивании в лаборатории личинок *Tachinus rufipes* – вида, чаще других тахипорин встречающегося в помете, – на пище растительного и животного происхождения, они нормально развивались и заканчивали метаморфоз только поедая животную пищу (Lipkow, 1966). Особенности строения ротового аппарата указывают на то, что Tachyporinae могут питаться лишь мелкими и малоподвижными объектами, которыми в помете являются яйца и личинки младших возрастов копрофильных мух (Hinton, 1941; Hunter et al., 1986). Имеются сведения и о питании *Tachinus* яйцами и личинками гельминтов. *Cilea silphoides* можно считать специфичным копробионтом, причем приуроченным к конскому помету. Информации о питании вида обнаружить не удалось, однако, вероятно, его пищевые связи мало отличается от таковых *T. rufipes*. О *Tachyporus* в целом известно, что они прожорливые хищники (Тихомирова, 1973; Lipkow, 1966). Анализ известных трофических связей некоторых видов рода позволяет предположить, что виды *Tachyporus*, посещая помет, могут поедать яйца, мелких личинок мух, и, вполне вероятно, нематод.

Aleocharinae в помете представлены гораздо шире Tachyporinae. Среди наиболее часто указываемых представителей подсемейства можно отметить *Aleochara*, *Atheta*, *Nehemitropia*, *Tinotus*, реже встречаются *Oxyrhopa*, *Hypocyrtus*, *Amisha*, *Falagria* и некоторые др. (Потоцкая, 1967; Чильдебаев и др., 1990; Бабенко, 1991; Псарев, 1998; Lipkow, 1992 и многие

др.). Большинство исследователей по характеру питания классифицирует всех Aleocharinae как хищников. Лишь личинки *Aleochara* являются паразитами куколок круглошовных двукрылых (Fuldner, 1960; Jenistea, Fabritius, 1982 и др.). Для мелких видов многочисленного рода *Atheta* (известно для личинок и имаго *Atheta sordida*, *Atheta coriaria*) пищей служат яйца и мелкие личинки копрофильных мух - Sepsidae, Muscidae, Sphaeroceridae и др. (Mank, 1923; Topp, 1971; Miller, Williams, 1983). *Atheta sordidula* и *Nehemitropia sordida* являются факультативными нематодофагами, которым принадлежит важная роль в истреблении яиц и личинок паразитических нематод во внешней среде. У этих видов даже отмечена корреляция жизненных циклов с численностью экзогенных фаз гельминтов – пики численности *A. sordidula* и *N. sordida* на пастбищах совпадают с наиболее высокой инвазией животных гельминтами (Зибницкая, Кашеев, 1995).

Виды *Aleochara* являются самыми крупными из копрофильных алеохарин. Развитие у них проходит по типу гиперметаморфоза, зрелая личинка и имаго различаются по типу питания. Личинки алеохар – паразиты куколок копрофильных мух, выступающие в качестве одного из ведущих факторов, регулирующих численность их популяций на пастбищах (Чильдебаев, 1990; Псаев, 2002; Drea, 1966; White, Legner, 1966; Jones, 1967). Имаго *Aleochara* - хищники. Хотя по сравнению с близкими им *Tachinus* алеохары более активны и мобильны, их небольшие, с широким основанием, примитивные мандибулы, позволяют питаться лишь мелкой добычей с относительно мягкими покровами. В помете они питаются яйцами и личинками мух, гельминтами. Вместе с тем, имеется информация и о питании *Aleochara* более крупными объектами. По данным В. Сычевской *A. bipustulata* в помете помимо личинок мух всех возрастов истребляют и свежеотрождающихся имаго, но не трогают пупарии, а в лабораторных условиях склонны к каннибализму (Сычевская, 1972).

Staphylininae помета в видовом отношении чрезвычайно разнообразны. Их узкие, широко расставленные мандибулы, часто несущие острые зубцы, и высокая активность позволяют им питаться самой разнообразной пищей – от мелких яиц

беспозвоночных до крупных пластинчатоусых и других жесткокрылых. Особые поведенческие и морфологические адаптации помогают некоторым видам успешно охотиться и на имаго мух на субстрате во время кормления или яйцекладки.

Наиболее широко среди копрофильных стафилиний представлен род *Philonthus*, питание большей части видов которого относительно хорошо изучено. Спектр трофических связей у *Philonthus* находится в прямой зависимости от размеров тела, формы головы и строения мандибул. Мелкие виды, с относительно узкой головой и основаниями мандибул (*Ph. agilis*, *Ph. concinnus*, *Ph. quisquiliarius*, *Ph. varius*, *Ph. varians*, *Ph. albipes* и др.) питаются преимущественно яйцами мух, личинками гельминтов, небольшими личинками и имаго мух, и очень редко поедают пупарии. Более крупные виды с широкой головой, длинными с утолщенными дистальными концами мандибулами (*Ph. splendens*, *Ph. rectangulus*, *Ph. politus*) могут питаться добычей с плотными покровами, поедая личинок, пупарии, имаго копрофильных мух и жуков, членики цестод. При этом специфичность по отношению к жертве не отмечается, с одинаковой интенсивностью поедаются личинки Muscidae, Sarcophagidae, Anthomyiidae и другие доступные виды пищи (Бабенко, 1991; Зибницкая, Кашеев, 1995; Псарев, Псарева, 1998; Fincher, 1995).

Из других представителей подсемейства в помете различных животных обычны *Ontholestes murinus*, *O. tessellatus*, *Emus hirtus*, некоторые *Xantholinus*, *Leptacinus*, *Gabrius*, *Ocypus*, *Quedius* (Шилов, Шиленков, 1977; Бабенко, 1980; Псарев, 2005; Hunter et al., 1986 и др.). Характер питания этих Staphylininae сходен с таковым у *Philonthus*.

Трофическая специализация личинок стафилинид определена нами по литературным данным. Большую их часть (61,88%) составляют хищные формы. К этой группе относятся личинки всех Staphylininae - *Philonthus* spp., (*Ph. nitidus*, *Ph. spinipes*, *Ph. sanguinolentus*, *Ph. rectangulus* и др.), *Ontholestes murinus*, *O. tessellatus*, *Emus hirtus* и др., личинки Tachyporinae. Копрофагами являются личинки *Aploderus caelatus*, *Oxytelus laqueatus*, *O. hamatus*, *O. piceus*, *O. altaicus*, *Platystethus arenarius*, *P. cornutus*. Часть личинок сочетают питание

экскрементами с питанием гниющей растительной органикой - *Megarathrus denticollis*, *M. depressus*, *Oxytelus sculpturatus*, *O. rugosus*, *O. nitidulus*, *O. tetracarinatus*, *O. affinus*, *O. latiusculus*. Личинки старших возрастов *Aleochara* (*A. puberula*, *A. intricata*, *A. milleri*, *A. bilineata*, *A. bipustulata*, *A. tristis* и др.) являются паразитами куколок мух.

Результаты анализа трофики имаго и личиночных фаз копрофильных жесткокрылых с учетом наших и литературных данных приведены в таблице 2, где показано соотношение основных трофических группировок жесткокрылых, в которые не включены виды, характер питания которых установить не удалось. Из данных видно, что основная их группа (в общей сложности 60,96%) относится к хищникам, основу рациона которых составляет богатейшая кормовая база в виде яиц и личинок *Diptera* и других копрофагов, а также экзогенные стадии развития нематод. Облигатные и факультативные потребители экскрементов, сочетающие копрофагию с широкой сапрофагией, составляют около трети (33,43%), часть имаго и личинок сочетают сапрофагию с мелкой животной пищей или мицетофагией (2,94%), на долю паразитов, к которым относятся только личинки *Aleochara*, приходится 2,67%.

Таблица 2. Состав трофических группировок копрофильных жесткокрылых

Трофическая группировка	Имаго		Личинки	
	Всего видов	%	Всего видов	%
хищники	116	60,10	112	61,88
сапрофаги	48	24,87	51	28,18
копрофаги	19	9,85	7	3,87
миксофаги	10	5,18	1	0,55
паразиты	-	-	10	5,52
Всего:	193	100	181	100

Экологические потребности имаго и личинок определяют и характер связей жесткокрылых с субстратом. Основными

животными-производителями помета как субстрата для формирования копрофильного энтомоценоза, на горных пастбищах региона являются лошади и коровы. Овцы в этом отношении не играют сколько-нибудь существенного значения.

Изучение вопроса о степени предпочтения жесткокрылыми помета вообще или помета определенного вида животного показало, что по этому критерию можно выделить несколько групп. Следует заметить, что четкую границу между такими группами провести очень трудно, о чем свидетельствуют и опыт автора, и анализ литературных данных, поэтому мы считаем, что с достаточной достоверностью можно говорить именно лишь о преференции экскрементов определенного вида животного, а не о строгой экологической приуроченности или специализации вида к тому или иному типу помета. Такое предпочтение выражено в первые часы существования экскрементов, когда между разными их типами есть структурные различия (Псарев, 2006), и более четко проявляется у копрофагов. Но часто даже виды этой трофической группировки при отсутствии или недостатке необходимого субстрата, что происходит при смене видового состава выпасаемых животных на пастбищах или снижении их поголовья, используют любые имеющиеся экскременты. Так, *Aphodius vittatus* Say. и *A. plagiatus* L. по данным С. Негрובה (1999) встречаются только в экскрементах коров. По нашим данным *A. vittatus* встречается как в коровьем, так и в конском помете, А. Проценко (1968) добавляет к этим субстратам еще и овечий помет. По В. Landin (1964) *A. plagiatus* встречается в различных гниющих субстратах, и вообще экскрементами не питается. А. Breymeyer и В. Zacharieva-Stoilova (1975) указывают *Aphodius varians* Duft. как вид, присутствующий только в овечьем помете и отсутствующий в коровьем. По нашим данным вид встречается в помете самых разных домашних животных, а С. Негрбовым (2000) отмечался и на тухлой рыбе; в наших сборах *A. carinatus* Germ. на Алтае встречается лишь в конском помете, по данным других авторов этот вид обычен в экскрементах коров, лошадей, овец и даже серны (Яблоков-Хнозорян, 1967; Джамбазишвили, 1979).

Наименьшую привязанность к тому или иному типу помету показывают хищные виды, для которых важны, в первую очередь, не топические свойства субстрата, а концентрация в нем пищевых объектов, что ярко проявляется на примере стафилинид из *Philonthus* или гистерид из *Saprinus*.

Сравнительный анализ группировок жесткокрылых в лошадином и коровьем помете с использованием коэффициента фаунистического сходства Жаккара показывает высокую долю совпадения видового состава (0,71), что подтверждает наше положение о преференции, а не о специализации к экскрементам определенного животного.

Средняя масса отдельной порции, оптимальной для заселения копрофильными насекомыми, составляет около 1,5 кг при толщине слоя 3 – 5 см. Влажность субстрата зависит от времени его существования и колеблется от 96-100% в первые минуты, до 60-68% на вторые - третьи сутки, и до полного высыхания при ясной погоде через 10-14 дней.

Показатели температуры поверхности помета и его внутренних слоев существенно отличаются от температуры воздуха и поверхности почвы, превышая их на несколько градусов, что объясняется высокой влажностью и процессами бактериального брожения, происходящими в субстрате. Такой терморегим в течение суток создает благоприятные условия для развития преимагинальных фаз насекомых и поддержания активности имаго даже при низких значениях температуры воздуха и почвы в условиях среднегорной и высокогорной зон.

Локализация копрофильных жесткокрылых в помете динамична во времени и определяется распределением трофических ресурсов, влажностью и температурным режимом разных слоев. Поскольку распределение жесткокрылых во многом определяется их отношениями с другими членами сообщества помета, рассмотрим этот вопрос подробнее.

Личинки большинства видов мух обычно образуют одновидовые агрегации в толще субстрата и совершают вертикальные миграции, связанные с изменениями температурного режима в течение суток, выбирая слои с оптимальной температурой. Их распределение определяет и перемещения хищных личинок Staphylinidae, Histeridae,

Hydrophilidae, которые в поисках добычи перемещаются по всей толще субстрата, используя ходы других копробионтов и естественную скважность. Личинки части Scarabaeidae (*Aphodius* spp.) и личинки-копрофаги некоторых Staphylinidae (*Aploderus caelatus* Grav., *Oxytelus piceus* L., *Platystethus cornutus* Grav., *P. arenarius* Four. и др.) располагаются обычно в центральной части и нижних слоях помета. Личинки Scarabaeidae и Geotrupidae (*Onthophagus* spp., *Geotrupes* sp.) развиваются в запасах корма, сделанных родителями в норках под субстратом.

Субстратное распределение имаго копрофильных жесткокрылых определяется преимущественно их трофической специализацией. Копрофаги *Aphodius* (Scarabaeidae), *Sphaeridium* (Hydrophilidae), часть *Oxytelus*, *Platystethus* (Staphylinidae) питаются в толще субстрата ближе к поверхностному слою, причем *Aphodius* могут образовывать агрегации, связанные с копуляцией, и в дальнейшем рассредоточиваются по субстрату. *Onthophagus*, *Geotrupes* (Scarabaeidae, Geotrupidae) проникают вглубь до границы "помет-почва", где роют наклонные и вертикальные норки для питания и развития потомства. *Cercyon* spp., *Pachysternum haemorrhoum* Motsch., *Cryptopleurum minutum* F. (Hydrophilidae) в 2 – 3-х суточном помете локализуются под коркой или на границе "помет-почва", в подсыхающих участках, где могут образовывать небольшие скопления. Здесь же охотятся *Hister*, *Atholus* (Histeridae). Хищные *Philonthus*, *Aleochara* (Staphylinidae) мобильны и перемещаются по всему субстрату, однако в свежем помете не проникают в глубинные слои, а перемещаются либо в полостях под поверхностной коркой, либо на границе "помет-почва" на разном удалении от центра. По мере высыхания помета, они проникают в его толщу, используя ходы копрофагов.

Определяющее влияние на динамику суточной ритмики копрофильных Coleoptera оказывает температурный режим. Об их активности можно судить по интенсивности лета в течение дня и по наблюдаемым действиям в субстрате. С помощью ловчих пирамид и прямых визуальных наблюдений в различных биотопах (степные, высокотравные пастбища горно-лесной

зоны, пастбища в смешанном лесу), установлено, что общий характер лета жесткокрылых мало зависит от типа помета, биотопа и незначительно меняется в течение сезона выпаса. Весной и осенью происходит сокращение срока дневной активности из-за низких температур в утренне-вечернее и ночное время. Нередкие в этот период понижения температуры до 0°C и ниже, напочвенные заморозки, снег приводят к существенным изменениям в суточной ритмике жуков.

Основная масса видов имеет дневной ритм активности с одним пиком в середине дня в интервале температур от 23 до 26°C, значения температуры выше 28°C угнетают летную активность и общую локомоцию жуков на субстрате, при 30-32°C лет жесткокрылых прекращается. У большинства видов лет начинается при 13-15°C. При температуре около 10°C и ниже, высокой влажности, что часто бывает в июне, жуки локализируются в центре субстрата или в почве под ним и почти не двигаются.

У Hydrophilidae виды *Sphaeridium* являются термофильными гелиофилами, наиболее активными в жаркую солнечную погоду. В отдельных случаях их суммарная численность в ловушках с 12.00 до 15.00 доходила почти до 200 особей. *Sphaeridium* деятельны в толще субстрата даже при его температуре в 28,5°C. Сходный характер летной активности и у *Pachysternum haemorrhoum*. Для *Cercyon*, *Cryptopleurum* характерна, по-видимому, длительная активность с утренним и вечерним пиками лета. Вероятно, при благоприятном температурном режиме, эти виды активны в сумерки и вначале ночи, так как *Cercyon* неоднократно прилетали на свет ультрафиолетовой лампы. В пользу этого предположения говорит и высокая численность *Cercyon* и *Cryptopleurum* в субстрате, сочетающаяся с небольшой дневной интенсивностью лета.

Histeridae имеют строго дневной тип активности. Как и для *Sphaeridium* из Hydrophilidae, копробионтным видам гистерид свойственна термофильность, поэтому они наиболее деятельны в полуденное и послеполуденное время на участках пастбищ с сильной инсоляцией, однако при высокой температуре субстрата они перемещаются в слои с подходящим

терморезимом - часто на границу "помет - почва", иногда - в верхние слои почвы под субстратом.

Пласитнчатоусые активны в течение всего светлого времени суток с наибольшей интенсивностью лета с 11.00 до 15.00. Исключение оставляет лишь эвритопный *Copris lunaris* L. и мезофильный *Geotrupes baicalicus*, которые летают преимущественно в сумерки и первой половине ночи, однако ранней весной или при длительном понижении температуры *G. baicalicus* может проявлять и дневную летную активность. Первые особи скарабейд в мае - начале июня в ясную солнечную погоду при температуре воздуха 16-18°C начинают прилетать на свежий помет уже с 10.00 и летят до 17.00 -18.00, в субстрате активность может длиться и до 19.00-21.00. В июне - августе при оптимальных температурах *Aphodius*, *Onthophagus* летают с 9.00 до 20.30 и активны в толще субстрата после 21.00. Отдельные особи некоторых видов (*Aphodius rectus*, *A. rufipes*, *A. immundus*) летят в сумерки на свет ультрафиолетовой лампы. В начале августа после полудня температура воздуха в отдельные дни может достигать 30-32°C, при этом температура поверхностных слоев помета составляет 37,5-41°C, что губительно для скарабейд. В это время жуки не летают и мигрируют в самые глубинные слои или находятся в почве под субстратом. При дневных температурах воздуха в 25-26°C *Aphodius* активны не только в помете, но и на его поверхности, где спариваются. *Onthophagus* после обнаружения порции экскрементов независимо от температуры закапываются в почву под "лепешкой", там питаются и откладывают яйца.

Суточная ритмика копробионтных Staphylinidae чрезвычайно вариабельна подвержена влиянию постоянно меняющихся условий каждого конкретного дня. В связи с высокой мобильностью и скрытым образом жизни выделить определенный тип активности в этой группе довольно трудно. В качестве показателей активности стафилинид, как и в предыдущих случаях, мы использовали интенсивность лета в течение суток и относительное количество подвижных в данный момент времени особей в субстрате.

Динамика лета стафилинид характеризуется дневной активностью с одним пиком 13.00 - 16.00 при температуре

воздуха до 26°C, и двухвершинной кривой (11.00 - 13.00, 16.00-17.00) при температуре выше 28 - 30°C. Активность, связанную с субстратом, непосредственно можно наблюдать только в начале его существования, когда на поверхности есть яйца и имаго мух. Поведенческие акты в этот момент заключаются главным образом в попытках спаривания, поисках пищи, нападении на кормящихся копрофильных мух. После 3-х суток существования помета стафилиниды появляются на его поверхности редко и случайно. В это время судить об их активности можно судить лишь только после нарушения целостности "лепешки", а в этом случае причиной наблюдаемой локомоции могут быть не только деятельность, связанная с питанием или размножением, но и ответная реакция на разрушения субстрата, поскольку для стафилинид характерен геотропизм. Поэтому оценка активности стафилинид по видимым двигательным актам, особенно в утренне-вечерний период, достаточно условна. Исходя из этого, мы определяем суточную активность копробионтных стафилинид как длительную дневную с усилением в середине дня.

Наиболее мобильны среди стафилинид хищные *Ontholestes*, *Philonthus*, *Aleochara*, высокий уровень двигательной активности которых является условием нормальной жизнедеятельности. Лет жуков этих родов в солнечную погоду начинается около 9.00 и длится до 19.00 - 20.00. В утренние часы температура воздуха может быть ниже оптимума на несколько градусов, но быстро разогревающиеся поверхностные слои субстрата способствуют повышению температуры тела стафилинид, что инициирует летную активность. Связи с конкретной порцией экскрементов в течение дня у видов *Ontholestes*, *Philonthus* не постоянны, они могут покидать ее на 2 - 3 минуты и возвращаться назад, или улетать совсем в поисках другой "лепешки", подходящей для колонизации. При высокой температуре воздуха лет прекращается, однако жуки этих родов остаются деятельными на поверхности и в толще помета. *Ontholestes* охотятся на Diptera, *Philonthus* и *Aleochara* периодически пробегают по поверхности, изогнув кверху брюшко, и скрываются в щелях субстрата. Виды *Oxytelus*, *Platystethus* питаются в толще помета и на поверхности помета

появляются редко, быстро перебегая от одной щели к другой. Динамика лета *Oxytelus*, *Platystethus* сходна с таковой *Ontholestes* и *Philonthus*, но характеризуется большей продолжительностью в вечернее время, так как *Oxytelinae* более холодолюбивы, чем *Staphylininae*. Лет *Platystethus cornutus* на запах субстрата отмечался нами и в дождь при температуре воздуха 15,5°C.

Активность некоторых *Staphylinidae* продолжается и после захода солнца до сумерек. Так, при наблюдении коровьего помета в промежутке с 21.00 (температура воздуха 22°C, поверхности субстрата - 23°C, на глубине 5 см - 25°C) до 22.00 (соответственно 19,5°C; 19°C; 20°C) в течение часа его поверхность 12 раз пересекали *Philonthus marginatus*, 8 - *Ph. splendens*, 2 - *Ph. politus*, 1 - *Ontholestes murinus*, 2 - *Aleochara* sp., наблюдался лет одиночных *Platystethus cornutus*. В толще субстрата в этот момент наряду с *Aphodius* были деятельны все *Staphylinidae* - *Aleochara*, мелкие *Philonthus*, *Oxytelus*, *Platystethus*. В 23.00 (соответственно 12°C; 12°C; 11,5°C) активность *Philonthus* была угнетена, они медленно передвигались после нарушения структуры помета, более мобильны были *Platystethus*, *Oxytelus*, *Aleochara*. При достаточно высокой температуре воздуха в сумерки и первой половине ночи (около 20°C) ряд видов копробионтных стафилинид (*Philonthus cruentatus*, *Oxytelus piceus*, *Platystethus cornutus*, *P. arenarius* и др.) летит на свет ультрафиолетовой лампы.

Сообщество помета, как и любое другое, динамично во времени. Одним из проявлений такой динамики является последовательная смена видового состава имаго насекомых, происходящая в ходе изменений, связанных со временем существования субстрата. В литературе имеются немногочисленные данные о сукцессиях отдельных компонентов копрофильного энтомокомплекса из различных регионов мира (Негробов, 1999; Kessler, Balsbaugh, 1972; Koskela, Hanski, 1977; Papp, 1992; Psarev, 2001 и др.), однако, характер и скорость сукцессионных процессов во многом определяются спецификой помета разных видов животных и региональными факторами.

Проследить качественные и количественные изменения в ходе сукцессии у жесткокрылых довольно сложно, так как одни из них слишком мелки и трудно поддаются учету (Ptiliidae, некоторые *Oxytelus*, *Atheta* из Staphylinidae), другие могут образовывать локальные агрегации, затем равномерно распределяться по пастбищу (Aphodiinae), третьи очень мобильны и могут покидать субстрат по несколько раз в сутки (*Philonthus*), для четвертых связь с пометом может быть случайна и т.п. Для описания сукцессионных процессов в группе копробионтных Coleoptera мы выбрали ряд доминирующих видов основных семейств.

Численность Scarabaeidae на коровьем помете равномерно нарастает и достигает пика к концу первого дня, причем основная масса видов заселяет субстрат в течение первых 3-6 часов. Вначале появляются *Aphodius* spp. (*Aphodius erraticus* L., *A. rufipes* L., *A. depressus* Kug., *A. rectus* Motsch.), *Onthophagus* spp. (*O. gibbulus* Pall., *O. nuchicornis* L.). Некоторые из Aphodiinae (*A. foetens* F., *A. fimetarius* L.) более многочисленны на третьи - четвертые сутки существования помета. После образования корки на поверхности экскрементов интенсивность лета навозников снижается, к концу первых - середине вторых суток формирование комплекса Scarabaeidae заканчивается. Далее часть видов покидает субстрат, другие остаются на более длительный срок. По времени присутствия в помете у Scarabaeidae можно выделить виды, встречающиеся в течение 2 - 2,5 суток (*Onthophagus* spp.); 3 - 4 суток (*Aphodius erraticus* L., *A. pusillus* Hbst., *A. haemorrhoidalis* L. и др.) и населяющие его почти до полного высыхания (*A. fimetarius*). При заселении субстрата у ряда видов нами отмечена тенденция к агрегации, наблюдаемая в первые сутки (*A. erraticus*, *A. haemorrhoidalis*, *Onthophagus nuchicornis* и др.) - жуки концентрируются в отдельных локусах, образуя группы по 8 - 15 особей. В этот момент происходит спаривание, в дальнейшем часть особей улетает, распределение в толще помета у *Aphodius* spp. становится относительно равномерным, *Onthophagus* spp. рассредоточиваются под пометом.

Высокая численность Hydrophilidae держится в течение 1-х суток, затем снижается, на третьи сутки отмечается лет лишь

единичных особей. Среди водолюбов на первых этапах доминируют более приспособленные к передвижению в жидкой среде *Sphaeridium scarabaeoides* L. и *S. bipustulatum* F., затем их количество довольно резко снижается, на 3-4 день преобладают *Pachysternum haemorrhoum* Motsch., *Cryptopleurum minutum* F., *Cercyon* spp. Первые присутствуют в помете 1,5-2 суток (*Sphaeridium* spp.), вторые не менее 5 суток.

Histeridae в помете коров не образуют скоплений, но постоянно представлены небольшим числом особей. Обычно гистероидный комплекс складывается через 2 - 2,5 суток, после появления яйцекладок и первых личинок копрофильных мух. В это время обычны *Hister sibiricus* Mars., *Margarinotus ventralis* Mars., *Atholus duodecimstriatus* Schrank, *A. bimaculatus* L. и др. Численность их колеблется от 1-2 особей до 11-15. В подсыхающих экскрементах можно встретить *Abraeus globulus* Creutz.

У Staphylinidae качественное и количественное присутствие в экскрементах разного возраста определяется спецификой трофики видов. Видовой состав копробионтных стафилинид складывается на вторые сутки, но пик численности отмечается на 4 - 5 сутки, причем количество особей разных видов в ходе сукцессии меняется. В течение первого часа появляются как копрофаги (*Oxytelus* spp., *Platystethus* spp. и др.), так и хищники (*Ontholestes* spp., некоторые *Philonthus*). Хищные виды охотятся на имаго мух, поедают яйца, вытаскивая их из субстрата. По мере подсыхания помета и образования корки количество хищников увеличивается. Это время интенсивной охоты *Ontholestes* spp., которые специализированы для охоты за имаго мух на поверхности субстрата. Нападают на мух и *Philonthus* (*Ph. cruentatus* Gmel., *Ph. marginatus* Stroem. и др.). Через 2-2,5 дня большинство *Ontholestes* покидают субстрат, а *Philonthus* питаются личинками копробионтов. Численность хищных видов нарастает постепенно до 3 - 4 дня, затем снижается, и на 5-7 сутки в помете остаются преимущественно средние и крупные виды (*Philonthus sanguinolentus* Grav., *Ph. rectangulus* Sharp., *Ph. splendens* F., *Ph. nitidus* F., реже *Emus hirtus* L. и др.), так как к этому времени личинки мух достигают старшего возраста и становятся не доступными для мелких хищников. Примерно на

3-4 сутки достигает максимума численность *Aleochara* spp., личинки которых являются эктопаразитами куколок мух.

Изменения в видовом составе имаго копрофильных насекомых являются примером типичной деструктивной сукцессии и связаны с трофической специализацией видов и трансформациями, проходящими в субстрате. Можно выделить три стадии сукцессионного процесса, каждая из которых отличается скоростью происходящих изменений, видовым составом и численностью отдельных систематических и трофических групп насекомых.

Первая стадия длится 1-1,5 суток, характеризуется быстрым ростом численности насекомых, особенно в первые часы существования субстрата. На этой стадии доминируют копрофаги, соотношение копрофаги/хищники составляет в среднем 9:1 – 8:1. Среди копрофагов более половины особей принадлежит Diptera, несколько уступают им Coleoptera (Scarabaeidae, Hydrophilidae, частично Staphylinidae - *Oxytelus*, *Platystethus*). Из хищников присутствуют преимущественно поверхностные Staphylinidae (*Philonthus*, *Ontholestes*, *Emus*), к концу дня появляются Histeridae. Субстрат в первые часы существования характеризуется высокой влажностью, внутренние его слои малодоступны для большей части копробионтов. По мере его подсыхания к концу первых суток возможно появление паразитических Eucoliidae, Figitidae.

Вторая стадия более продолжительна (до 8-суточного возраста помета), скорость изменений, происходящих в сообществе, снижается. Характеризуется снижением численности копрофагов, медленным ростом числа хищников, их соотношение в течение второго этапа колеблется в пределах от 1,5:1 до 3:1. У копрофагов доминировавшие в первые сутки Diptera уступают место Scarabaeidae и Hydrophilidae, а на 4-5 сутки доминирование переходит к мелким Hydrophilidae (*Cercyon*, *Pashysternum*, *Cryptopleurum*) и Staphylinidae (*Oxytelus*, *Platystethus*). У хищников на 2 – 3 сутки кроме большого числа доминирующих Staphylinidae (*Philonthus*, *Aleochara*, *Atheta*) отмечается довольно высокая численность Histeridae (*Hister*, *Atholus*, *Margarinotus*), которая к концу 6 - 7 суток снижается вдвое. У стафилинид на 3 сутки постепенно исчезают

поверхностные хищники (*Ontholestes*). В группе паразитоидов появляются Ichneumonidae, Braconidae, редкие Pteromalidae, исчезают Figitidae и Eucoliidae. Помет покрывается коркой, которая позволяет сохранять высокую влажность, пронизан ходами копрофагов, что увеличивает аэрацию и позволяет видам, не приспособленным самостоятельно проделывать ходы в субстрате, проникать в его внутренние слои.

Третья стадия начинается примерно на восьмые сутки существования помета. Ее продолжительность зависит от условий температуры и влажности. Отмечается снижение видового разнообразия и численности копробионтов, соотношение копрофаги/хищники снова увеличивается в пользу первых за счет снижения числа крупных хищников. Копрофаги представлены мелкими видами Hydrophylidae (*Cercyon*, *Pashysternum*, *Cryptopleurum*), Staphilinidae (*Oxytelus*, *Platysthetus*). Хищные виды также небольших размеров (Staphylinidae - мелкие *Philonthus*, *Atheta*, появляются герпетобионтные Staphylininae, Paederinae, Tachyporinae; у Histeridae - *Abreus*). Паразитоиды представлены единичными Pteromalidae. Помет почти сухой, относительно влажные слои (до 50% влажности) сохраняются лишь в центре, он весь пронизан ходами копробионтов. Коровий помет в этот момент напоминает пористую губку, конский почти полностью теряет свою первоначальную структуру и представляет собой рыхлую массу. По своим экологическим характеристикам на этом этапе существования помет приближается к компостам и подстилке, что привлекает микроартропод — клещей, коллембол, составляющих основу питания мелких хищников. Примерно через две недели после своего появления помет теряет все свои первоначальные характеристики и заселяется почвенно-подстилочными членистоногими.

Важной характеристикой любого сообщества является географическое распространение его членов. Классификационные построения в отношении ареалов насекомых разработаны пока не достаточно, существует несколько подходов к зоогеографическому районированию суши вообще и Палеарктики в частности. При ареалогическом анализе копрофильных жесткокрылых нами использованы,

главным образом, известные работы О.Л. Крыжановского и А.Ф. Емельянова (Крыжановский, 1965, 1983; Емельянов, 1974), которые обычно применяются колеоптерологами. Ареалогический анализ проводился нами на видовом уровне, при этом не учитывались часть видов, данные о географическом распространении которых отрывочны, и не могут быть использованы. Кроме того, по причине отрывочных сведений по экологии видов, нами не применялась такая характеристика ареала, как высотная составляющая. Сведения о типах ареалов жесткокрылых приведены в таблице 3.

Таблица 3. Типы ареалов и состав ареалогических группировок кoproфильных жесткокрылых горных пастбищ Алтая

Типы ареалов	Кол-во видов жесткокрылых	% от числа видов
Космополитные	10	5,24
Голарктические	29	15,18
Палеарктические	48	25,13
Транспалеарктические	39	20,42
Западнопалеарктические	6	3,14
Восточно- палеарктические	3	1,57
Древнесредиземноморские	3	1,57
Европейско- среднеазиатские	2	1,05
Европейско- средиземноморские	3	1,57
Европейско-обские	9	4,71
Европейско-сибирские	26	13,61
Восточно-сибирские	2	1,05
Европейские	2	1,05
Казахстанско-монгольские	2	1,05
Даурско-монгольский	5	2,62
Монгольские	1	0,52
Алтайский	1	0,52
17	191	100

По территориальной протяженности ареалов рассмотренных жесткокрылых можно объединить в несколько групп :

- группа видов с умеренно широкими и узкими ареалами (28,10%), не выходящими за пределы двух смежных выделов (редко трех, на стыке): древнесредиземноморские, ареал которых занимает большую часть территории Древнего Средиземья; европейско-среднеазиатские, обитающие на территории большей части Европы и Средней Азии; европейско-обские, распространенные на большей части Европы и Западной Сибири; европейско-сибирские, населяющие северную часть Евразии; восточносибирские, с ареалами, охватывающими Берингию, Сибирь восточнее Байкала и Северную Монголию; ирано-туранские; европейские; среднеазиатские; казахстанско-монгольские, джунгаро-тянь-шанские, даурско-монгольские и монгольские (*Cercyon. melanocephalus* L., *C. ovillus* Motsch., *C. exorabilis* Shatr., *Margarinotus ventralis* Mars., *M. ventralis* Mars., *Euoniticellus fulvus* Goeze, *Aphodius immundus* Cr., *A. transvolgensis* Sem., *Ph. nitidus* F., *Ph. marginatus* Stroem., и др.);
- группа условных эндемиков (1,12%), к которой можно отнести относительно недавно описанные виды, и виды, распространение которых изучено недостаточно - *Oxytelus altaicus* Kastch., *Aphodius altaicus* Nicolayev.

Таким образом, большая часть видов копрофильных жесткокрылых региона имеет обширные полизональные, зональные, интразональные ареалы. Это объясняется хорошо развитой способностью к полету, что является необходимым условием существования этой экологической группы насекомых и способствует их расселению, а также повсеместным присутствием самого субстрата, который является в настоящее время почти обязательным элементом разнообразных ландшафтов.

ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КОМПЛЕКСОВ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Несмотря на азональный характер и микробиотопическую специфику субстрата, в котором формируются комплексы копрофильных жесткокрылых, их состав и структура во многом определяются условиями внешней среды. Анализ проб, взятых в различных биотопах в экскрементах разных видов домашних животных, свидетельствует о том, что таксономический состав и численность отдельных групп жесткокрылых не зависят от химического состава почвы, пола и возраста животного. Некоторые изменения на видовом уровне отмечены в составе колеоптероидного комплекса экскрементов разных видов животных, которые связаны главным образом со структурными особенностями субстрата. Проявляются они неодинаково в разных группах копробионтов. Так, помет коров предпочитают *Oxytelus piceus* L., *Aploderus caelatus* Grav., *Aleochara puberula* Klug.; лошадей - *Cilea silphoides* L., *Oxytelus hamatus* Fairm., *Platystethus arenarius* Four., *Acrotrichis* sp. Среди других семейств жесткокрылых преференции помета определенного вида животных не выявлены.

В целом, состав колеоптерофауны помета определяется комплексом факторов, среди которых наиболее важны видовая принадлежность животного и конкретные условия пастбищ - микроклимат, микрорельеф, характер растительности окружающих биотопов, режим эксплуатации пастбища, высота над уровнем моря.

Наибольшим видовым разнообразием отличаются группировки копрофильных жесткокрылых на горно-лесных пастбищах в сочетании с высокотравными лугами. Видовое богатство жесткокрылых здесь обеспечивается за счет подстилочных генералистов из Staphylinidae (*Megarthus* spp., *Rugilus geniculatus*., *Leptacinus formicetorum*, *Xantolinus fracticornis*, *Tachinus laticollis* и др.), посещающих помет как место концентрации пищи. На горно-лесных пастбищах на

распределение жесткокрылых влияет режим инсоляции и характер растительности. Сравнение участков пастбища, занятых редколесьем, луговой и степной растительностью на склонах показывает, что наибольшим разнообразием и плотностью копробионтов отличаются участки, занятые луговой растительностью. Здесь плотность населения достигает 180 - 220 особей на дм^3 против 25-80 на степном участке и 50- 120 особей на дм^3 в редколесье.

Наименьшие число видов отмечено на горно-полупустынных полынно-злаковых пастбищах. В пробах на отдельных пастбищах Чуйской степи полностью отсутствовали роющие Scarabaeidae и Geotrupidae из-за плотной сухой структуры почвы. *Geotrupes* здесь не отмечены вообще, а *Onthophagus* встречаются в небольших количествах лишь по долинам рек.

Пространственная дифференциация жесткокрылых по территории относительно однородных в экологическом отношении пастбищ (субальпийских, горно-степных, полупустынных) определяется также структурой и влажностью почвы, а также объем порции помета (особенно на пластинчатоусых). В понижениях рельефа, вблизи водоемов плотность насекомых на единицу субстрата обычно чуть выше, чем на других участках. В видовом составе в этом случае также отмечены некоторые различия. На участках, близких к кромке леса, у воды в помете кроме типичных копрофилов встречаются герпетобионты (*Medon melanicephalus*, *Falagria splendens*, *Tachinus* spp. и др.); в центре пастбища на прогреваемых и сухих участках, как правило, отмечаются лишь облигатные копробионты.

Местом концентрации копрофильных насекомых являются дойки, небольшие фермы, располагающиеся вблизи пастбищ, а также "тырла" - места ночных стоянок скота на отгонных пастбищах. Плотность личинок копрофагов в таких местах достигает 100-110 особей на дм^3 . На действующих стоянках личинки располагаются неравномерно, локализуясь на возвышениях по периферии, под поилками, где образуют крупные агрегации, и почти полностью отсутствуют в центре, где отмечается повышенная влажность из-за выделений

животных и велик риск гибели под ногами скота. Брошенные тырла также долгое время используются копрофагами (преимущественно Scarabaeidae), личинки в этом случае располагаются относительно равномерно.

В видовом составе жесткокрылых, встречающихся в местах скопления экскрементов животных, наблюдаются некоторые отличия от комплекса видов, связанных с отдельными порциями помета на пастбищах. Scarabaeidae здесь представлены *Aphodius* (*A. foetens* F., *A. fimetarius* L., *A. varians* Duft.), отсутствуют *Onthophagus*, *Geotrupes*. Staphylinidae присутствуют небольшим числом видов, которые местами могут быть относительно многочисленными (*Platystethus*, *Oxytelus*). Histeridae и Hydrophilidae единичны.

На видовую структуру сообщества помета оказывает влияние режим эксплуатации пастбища: там, где интенсивность выпаса выше, наблюдаются явления перевыпаса, видовой состав жесткокрылых более разнообразен и стабилен, чем на пастбищах, где выпасается несколько десятков голов животных. На небольших пастбищах вблизи поселков, где выпасается частный скот, по числу видов доминируют Staphylinidae (*Philonthus* spp.), На пастбищах с большим количеством скота наряду с высокой численностью хищных видов возрастает возрастает и инвазия пупариев паразитическими Staphylinidae (*Aleochara bilineata* Gyll., *A. bipustulata* L. и др.).

Значительное влияние на колеоптерофауну помета оказывает высота над уровнем моря. Общая численность жесткокрылых в помете с высотой падает, причем это происходит главным образом за счет факультативных и случайных копробионтов, видовой состав которых связан со стациальными особенностями окружающих биотопов. В группе облигатных копробионтов изменения видового состава с высотой определяются главным образом температурным режимом.

Из Staphylinidae самым богатым в видовом отношении по нашим данным было подсемейство Staphylininae. Несмотря на то, что многие виды стафилиний являются относительно теплолюбивыми, активное использование в течение суток температуры субстрата позволяет им подниматься в горы до

высот 1500 – 2500 м над у.м. (*Philonthus cruentatus*, *Ph. marginatus*, *Ph. splendens*, *Ph. albipes*, *Ph. agilis* и др.). Виды подсемейства Aleocharinae более холодолюбивы, что проявляется в увеличении численности и видового разнообразия по сравнению с другими стафилинидами на высотах 2500-3000 м над у.м. (многочисленные трудно идентифицируемые виды *Atheta*, *Nehemitropia sordida*, *Tinotus morion* и др.). Род *Aleochara* в видовом отношении богаче представлен в низкогорной и среднегорной зонах, хотя известно, что некоторые виды (*A. bipustulata* L.) могут подниматься и до высоты 4 400 м над у.м. (Сычевская, 1972). Изменения в видовом составе посещающих помет Tachyporinae связаны, в большинстве случаев, не с высотой, а с биотопическими условиями пастбищ, поскольку большинство из них приурочены к гниющей растительной органике. Часть тахипорин (*Tachinus rufipes*, *T. fimetarius*) встречаются в помете от предгорных и горно-степных пастбищ до границы лесного пояса (1500 – 2000 м), иногда выше (*T. rufipes*). Наряду с мелкими Aleocharinae, на среднегорных и высокогорных пастбищах широко представлены Oxytelinae (*Platystethus arenarius*, *Aploderus caelatus*, *Oxytelus piceus*), с высоты 800 м над у.м. в горно-лесном поясе встречаются *Megarthrus depressus*, *M. denticollis*, *Oxytelus sculpturatus* и др.

Scarabaeidae помета представляют собой группу высоко специализированных жесткокрылых-копрофагов. Основным фактором, лимитирующим их распространение, является наличие помета диких или домашних животных. В наших сборах Scarabaeidae мало уступали Staphylinidae как качественно, так и количественно, причем доминирующие виды были распространены от предгорных равнин до высот 2200-2500 м над у.м. Наиболее богато в видовом отношении было представлено подсемейство Aphodiinae. *Aphodius erraticus*, *A. rectus*, обнаружены на разных высотах на всех обследованных пастбищах. Часть широко распространенных *Aphodius* (*A. fimetarius*, *A. rufipes*, *A. foeten.*, *A. fossor* и др.) тяготеют к мезофильным станциям, другие предпочитают сухие остепненные пастбища (*A. immundus*, *A. comma*, *A. sordidus*, *A. vittatus*, *A. subterraneus*). Среди Scarabaeinae доминировали *Onthophagus*. Практически повсюду распространены *O. gibbulus*,

O. nuchicornis. Локально, на горно-лесных, горно-степных пастбищах до высот 1300-1500 м над у.м. встречаются *O. marginalis*, *O. laticornis*. Преимущественно на открытых степных участках до 1300-1600 м над у.м. обитает *Euoniticellus fulvus*. Из Geotrupidae широко распространен *Geotrupes baicalicus* Rtt., встречающийся до высот 2500 м над у.м.

Большая часть Hydrophilidae – эвритофны, и населяют помет на всех типах пастбищ от равнин до 2500 м над у.м. (*Cryptopleurum minutum*, *Sphaeridium bipustulatum*, *S. scarabaeoides*, *S. substriatum*, *S. lunatum*, *Megasternum obscurum*, *Pachysternum haemorrhoum*, *Cercyon melanocephalus*, *C. quisquilius* и др.). *C. exorabilis*, *C. ovillus*, *C. pygmaeus* встречаются на высотах до 1000 - 1100 м над у.м.

Histeridae по численности в помете уступают другим жесткокрылым, и поскольку они не образуют крупных агрегаций, закономерности высотно-поясного распределения в этой группе копробионтов можно проследить лишь у широко распространенных, наиболее часто встречающихся представителей семейства - *Hister sibiricus*, *Abraeus globulus*, обычны на горно-лесных пастбищах в сочетании с высокотравными лугами от высот 800 до 2000 м над у.м.; *Margarinotus ventralis*, *Atholus bimaculatus* населяют помет коров, лошадей от предгорных степей до горно-лесных, горно-степных пастбищ на высотах до 2500 м над у. м.

ТЕНДЕНЦИИ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Отдельные порции экскрементов животных давно рассматриваются как особые, «островные местообитания» (Беклемишев, 1959; Джиллер, 1988), которые населяет обширная группа разнородных организмов, формирующих сообщества, системы, состоящие из большого числа элементов, находящихся в разнообразных взаимоотношениях между собой. В таких сообществах основными тенденциями эволюционного процесса являются направленные адаптации и коадаптации, позволяющие снизить конкуренцию и обеспечить выживание видам, обладающим сходными экологическими потребностями. Процесс развития таких приспособлений обычно идет в двух направлениях - адаптации к физико-механическим свойствам среды и выработке приспособлений к различным формам биотических отношений, складывающихся между видами и их группировками. В данном разделе мы рассмотрим основные адаптации, складывающиеся в одной из основных системообразующих группировок организмов, связанных с отдельными порциями экскрементов домашних животных – в сообществе копрофильных жесткокрылых.

Адаптации к физико-механическим свойствам среды

Приспособления для передвижения по поверхности субстрата или внутри него и адаптации, позволяющие избежать налипания частиц помета или прилипания к ним самого насекомого.

Помет животных, как среда обитания, отличается многими показателями от граничащих с ним сред, что вызывает необходимость развития различных адаптивных качеств у населяющих его организмов. Вместе с тем, помет животных обладает сходными с почвой физико-механическими свойствами, что также находит отражение в морфологии,

характере передвижения жесткокрылых в субстрате. В почве движение возможно либо путем использования естественных полостей и ходов других организмов, либо путем самостоятельного прокладывания новых ходов (Гиляров, 1949). Как показывают наблюдения, эти же способы используются личиночными и имагинальными фазами насекомых, жизненных цикл которых связан с пометом. Ниже мы рассматриваем адаптации, существующие у копрофильных видов жесткокрылых.

Яйцо. Яйца копрофильных жесткокрылых внешне однотипны (рис.12), крупные, удлинено-овальные. Они относятся к типу неклеидоичных яиц, которые характеризуются наличием необходимых зародышу питательных веществ, но бедны влагой и нуждаются в поступлении воды из окружающей среды (Гиляров, 1970). Свежие экскременты и почва под ними в первые часы существования помета имеют высокую влажность, и поэтому через короткое время яйца, за счет впитывания влаги, значительно увеличиваются в размерах. Хорион яиц копрофильных жесткокрылых, как правило, полупрозрачный, либо белой, светлосливовой окраски, иногда до светлорусовой (Бабенко, 1990; Шапран, 1991; Мартынов, 2003). Он тонкий и эластичный, пронизан системой полостей и обеспечивает пластронное дыхание развивающемуся зародышу.

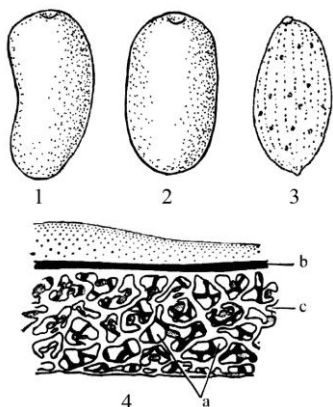


Рис. 12. Яйца копрофильных насекомых

1 – Histeridae (по Крыжановский, Рейхард, 1976); 2 – *Aphodius rufipes* L.; 3 – *Philonthus addendus* Sharp. (по Бабенко, 1991); 4 – строение хориона (по Hinton, 1981): *a* – воздухоносные полости, *b* – экзохорион, *c* – эндохорион.

Личинка. Личинки пластинчатоусых появляются в помете, когда субстрат уже не жидкий и содержит большое количество полостей, заполненных воздухом. Поэтому у личинок копрофильных скарабейд отсутствуют приспособления для дыхания в жидкой среде, но дыхальца их имеют особое строение, препятствующее попаданию частиц субстрата в трахейную систему: отверстие дыхальца прикрывается выростом окружающей его склеротизированной пластинки (Медведев, 1952). Личинки Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae населяют субстрат, когда степень аэрации его высока и не требуется специальных приспособлений для дыхания.

Морфологические особенности личинок копрофильных жесткокрылых тесно связаны с типом питания и способом добывания пищи, что в свою очередь определяет характер передвижения и уровень мобильности личинки.

Личинки Scarabaeidae имеют характерную для этого семейства С-образную форму, гипогнатную, сильно склеротизированную голову, вооруженную мощными челюстями, три пары ног (рис. 13).

Ноги могут быть примерно равной длины (*Aphodius* spp.), у Geotrupidae третья пара короче остальных (*Geotrupes* spp.). Личинки развивающихся в помете пластинчатоусых – копрофаги, обитают в пищевом субстрате и окукливаются здесь же, либо в верхних слоях почвы под пометом.

Несколько отличаются морфологически от типичных С-образных личинок скарабеоидов личинки пластинчатоусых, которые развиваются под пометом в норках разной степени сложности, где питаются запасами корма, заготовленными родителями (*Geotrupes* из Geotrupidae, *Onthophagus*, *Euoniticellus* из Scarabaeidae). Движения личинок в этом случае минимальны, и поэтому конечности развиты слабее, чем у Aphodiinae, а у *Geotrupes* третья пара ног примерно в два раза короче остальных (рис. 13: 3). У *Onthophagus*, *Euoniticellus* передние брюшные тергиты, особенно второй и третий сильно расширены и образуют мешковидный выступ, напоминающий горб (рис. 13: 2), наличие которого невозможно у личинок, перемещающихся путем прокладывания ходов. Щетинки на

спинной стороне редки, шипики на анальном стерните приобретают рудиментарный характер. Кроме того, для личинок этой группы характерно развитие "анальной площадки", служащей для утрамбовывания стенок в кормовой камере (Медведев, 1952): задний конец брюшка у них уплощен и образует площадку с микрорельефом и лопастью разной формы по краям, анальное отверстие при этом прикрыто специальными заслонками (рис. 13: 4).

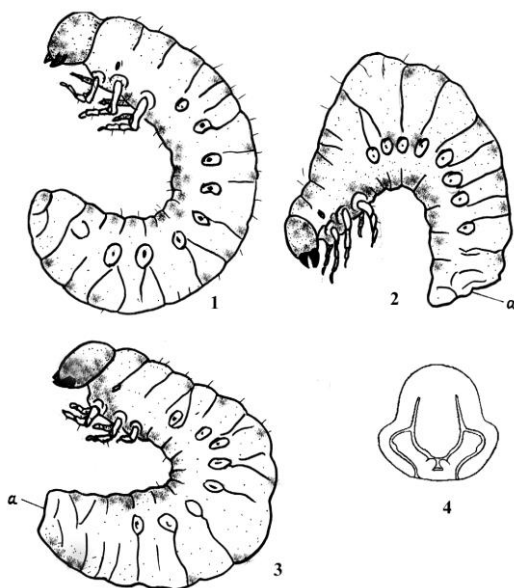


Рис. 13. Личинки копрофильных Scarabaeidae

1 – *Aphodius* sp.; 2 – *Onthophagus* sp.; 3 – *Geotrupes baicalicus*; 4 – анальная площадка личинки *Geotrupes baicalicus* (1 – 3 оригинал, 4 – по Николаеву, 1987).

Миграции личинок пластинчатоусых ограничиваются объемом порции помета и связаны, главным образом, с изменениями температуры и влажности, происходящими в

течение суток и в ходе старения субстрата. Характер передвижения С-образных обитающих в почве личинок пластинчатоусых описан М.С. Гиляровым (1949). Проведенные нами наблюдения в садках, заполненных пометом, за личинками *Aphodius* spp., показывают, что движения, совершаемые копрофильными афодиинами и почвообитающими личинками скарабейд сходны, и складываются из нескольких этапов:

- начало движения - фиксация положения тела снизу с помощью конца брюшка и первых его сегментов сверху. В этом помогают развитые шипики на анальном стерните и ряды торчащих, упругих, наклоненных назад щетинок на 1-5 брюшных тергитах;

- движения, связанные с питанием. Личинка изгибает переднюю часть тела вверх и вонзает мандибулы в субстрат, опираясь при этом на конечности. Далее ее движения напоминают движения питающейся на листе гусеницы – голова движется вниз, мандибулы совершают связанные с питанием непрерывные движения, затем процесс повторяется. При таком способе питания большое значение имеет прочность головной капсулы, которая у личинок пластинчатоусых сильно склеротизированна, без швов и служит местом прикрепления развитых мандибул и мышц, обеспечивающих их работу;

- продвижение вперед. После расширения кормового хода, личинка фиксирует переднюю часть тела с помощью мандибул, щетинок и ног, затем подтягивает брюшко вперед. В дальнейшем процесс повторяется.

Камподиевидные личинки Staphylinidae образуют две отличающиеся габитуально и экологически группы - стафилиноморфные (Staphylininae, Paederinae) и алеохароморфные (Oxytelinae, Tachyporinae, Aleocharinae и др.) (рис. 14). Их характеристика дана В.И. Потоцкой (1967). К стафилиноморфным личинкам среди копрофильных видов относятся личинки *Philonthus* spp., *Ontholestes* spp. и некоторые другие. Это хищные, мобильные личинки, начинающие свое развитие в помете, а заканчивающие, как правило, в подстилке и почве, так как на стадии их третьего возраста личинки большинства видов копрофильных мух – основная пища крупных хищных личинок Staphylinidae - заканчивают развитие

и покидают субстрат. В связи с таким образом жизни, стафилиноморфные личинки несут черты адаптации к передвижению как в помете, так и подстилке, верхних слоях почвы. Прочность их покровов сочетается с гибкостью, тело вытянутое, уплощенное и относительно узкое. Головная капсула и грудные сегменты сильно склеротизированы, что защищает тело от повреждений при передвижении в узких местах.

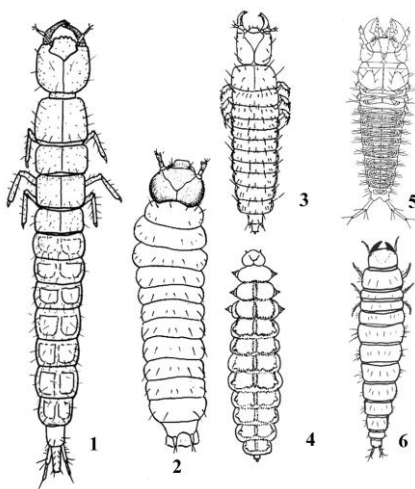


Рис. 14. Личинки копрофильных Staphylinidae Histeridae и Hydrophilidae

1 – *Philonthus* sp.; 2 – *Platystethus cornutus*; 3 – *Aleochara bilineata* – личинка первого возраста; 4 – *Aleochara bilineata* – личинка третьего возраста. (1 – оригинал., 2 – 4 по Потоцкой, 1967); 5 – *Margarinotus cadaverinus* (из Крыжановский, Рейхардт, 1976); 6 – *Sphaeridium* sp. (ориг.)

Личинки стафилинид в помете передвигаются, используя ходы копрофагов, различные полости, скважины, образующиеся по мере высыхания субстрата. Высокая мобильность обеспечивается длинными бедрами и голенелепками, вооруженными опорными щетинками. Брюшко также несет многочисленные щетинки и состоит из 10 сегментов, причем

тергиты и стерниты первых восьми состоят из двух подвижно сочлененных пластин с неодинаковой степенью склеротизации у разных видов. Тергиты и стерниты девятого сегмента состоят из одной пластины, сильнее склеротизированы и несут урогомфы – придатки, способствующие фиксации заднего конца тела при продвижении.

Эту же функцию выполняет и расположенная под углом относительно оси тела анальная подпорка – узкий десятый сегмент брюшка. Такое строение тела личинки способствует ее передвижению в узких извилистых ходах копробионтов и, совместно с развитыми органами обоняния и осязания, обеспечивает успех в поисках добычи.

Большинство личинок алеохароморфного типа мелкие. Общая склеротизация покровов, особенно головной капсулы и грудного отдела, выражена в меньшей мере, чем у стафилиноморфных личинок, так как почти все они, за редким исключением, завершают свое развитие в субстрате, где отсутствуют твердые минеральные частицы, повреждающие тело. Тергиты и стерниты брюшка часто, особенно у копрофагов (рис. 14:2), состоят из одной, а не двух как у стафилиноморфных личинок, пластин. Шейный перехват отсутствует. Степень мобильности у личинок копрофагов низкая, поскольку у них отсутствует необходимость в протяженных миграциях в поисках пищи. Урогомфы есть у копрофагов и хищных форм. У паразитических видов (*Aleochara*) они имеются только у личинок младшего возраста, активно передвигающихся в поисках пупариев мух. Начиная со второго возраста личинки *Aleochara* обитают на теле хозяина, ноги их значительно редуцированы и урогомфы отсутствуют.

Личинки Histeridae и Hydrophilidae – хищники, внешне напоминают алеохароморфных личинок стафилинид (рис. 14:5,6), но могут быть крупнее (*Hister*, *Sphaeridium*), с округлым в сечении телом, прогнатной, более склеротизированной головой и переднеспинкой, с сильными серповидными мандибулами, которые у Hydrophilidae имеют открытый сосательный канал (Шатровский, 1989). Брюшко их десятичлениковое с урогомфами на девятом сегменте. Характер передвижения в субстрате такой же, как у стафилиноморфных

личинок Staphylinidae, но, по нашим наблюдениям, личинки Histeridae, а в большей мере Hydrophilidae, значительно уступают по скоростным показателям личинкам хищных стафилинид. Ноги их более короткие, уровень мобильности мы определяем как средний. Это можно объяснить ускоренным развитием личинок этих семейств жесткокрылых в сравнении с личинками Staphylinidae, что связано со временем присутствия в помете скоплений личинок мух. Они не уходят в подстилку и почву для питания и завершения развития, в отличие от стафилиноморфных личинок Staphylinidae. Перемещения личинок большинства видов Histeridae и Hydrophilidae ограничены объемом порции помета, где обилие пищи не требует быстрых движений. Характер движений личинок Histeridae, Hydrophilidae такой же, как у личинок Staphylinidae, но они значительно уступают по скоростным показателям личинкам хищных стафилинид, что связано с особенностями их питания.

Имаго. Большая часть имаго Coleoptera связана с пометом на всех стадиях жизненного цикла и связи эти хронологически более растянуты, теснее, чем у других копрофильных насекомых. Вместе с тем, часть их жизни проходит в миграциях в поисках субстрата, и поэтому габитус жесткокрылых отражает черты специализации не только к перемещению внутри помета, но, в не меньшей мере, и к полету, и к передвижению по поверхности и в верхних слоях почвы. Морфология имаго Scarabaeidae, Histeridae, Staphylinidae достаточно полно описана в сводках по этим таксонам жесткокрылых (Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Тихомирова, 1973; Крыжановский, Рейхард, 1976; Blackwelder, 1936 и др.), поэтому в данной работе мы затронем лишь те особенности внешней организации жесткокрылых, которые связаны с обитанием в помете.

Форма тела у копрофильных пластинчатоусых продолговато-овальная или овальная, более или менее выпуклая (рис. 15). Верх тела либо почти голый (*Aphodius sordidus*, *Geotrupes baicalicus* и др.), либо надкрылья полностью или частично покрыты волосками разной длины (*Aphodius scrofa*, *A. carinatus* и др.).

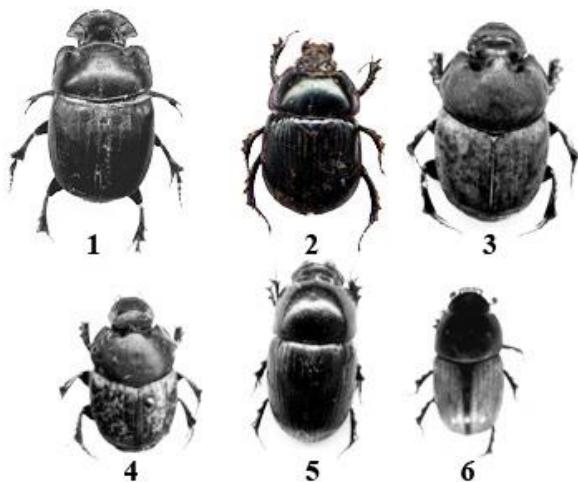


Рис. 15. Копрофильные Scarabaeidae

1 – *Copris lunaris*; 2 – *Geotrupes baicalicus*; 3 – *Onthophagus gibbulus*;
4 – *O. fracticornis*; 5 – *Aphodius fossor*; 6 – *A. erraticus*;

Нижняя часть тела покрыта волосками преимущественно в области груди, брюшко, как правило, голое. Подобное строение покровов (наличие щетинок, волосков, либо гладкие участки поверхности) предотвращает налипание частиц помета или жидкости к телу насекомого. Мандибулы примитивного строения, не специализированы, с широки основанием и, у большинства видов, гладким внутренними краем.

У Histeridae морфоэкологическая эволюция шла в направлении приспособления предковых форм к питанию личинками насекомых (главным образом мух) в местах их скоплений (Крыжановский, 1996; Крыжановский, Рейхард, 1976). У современных копрофильных гистерид адаптации к поиску субстрата, населенного личинками двукрылых, к передвижению в нем и к способу добывания пищи отчетливо выражены. Тело сильно склеротизировано, обтекаемое, выпуклое и компактное (рис. 16). Поверхность тела гладкая и блестящая.

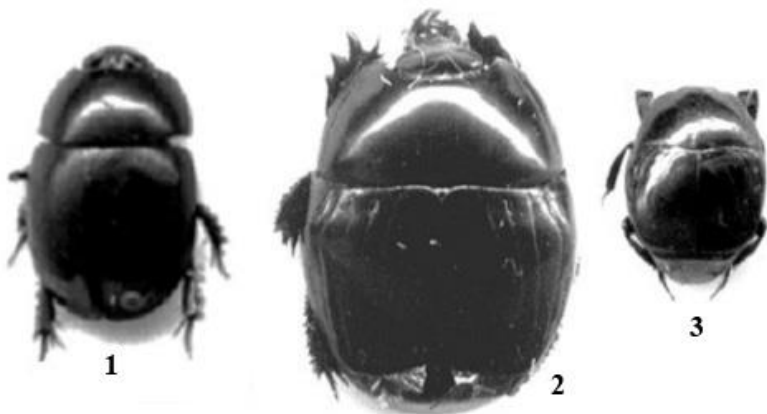


Рис. 16. Копрофильные Histeridae и Hydrophilidae
 1 – *Sphaeridium bipustulatum*; 2 – *Pachylister inaequalis*; 2 – *Hister sibiricus*.

У всех копрофильных видов гистерид голова подвижна, может занимать прогнатное положение при преследовании или поедании добычи или втягиваться в переднегрудь, становясь гипогнатной при протискивании между частицами субстрата или в покое. Мандибулы сильные, широкие у основания, с острыми, загнутыми внутрь таким образом, что образуют вершинный зубец, дистальными концами. Нижняя часть головы и переднегрудь несут продольные вырезки и усиковые ямки, куда вкладываются усики вместе с булавой, способствуя тем самым продвижению в узких ходах.

Широкое и короткое брюшко покрывают сильно склеротизированные надкрылья, защищая первые пять тергитов и крылья от повреждений о твердые частицы субстрата, и оставляя непокрытыми пропигидий и пигидий (6 и 7 сегменты брюшка), которые также сильно склеротизированы. Несколько отличаются от описанных выше копрофильных гистерид виды подсемейства *Abreinae*, выделенные О.Л. Крыжановским в отдельную группу жизненных форм "микргистериды" (Крыжановский, 1989; Крыжановский, Рейхард, 1976). Трофические связи их изучены плохо, предположительно пищей им служат мелкие личинки насекомых и клещи, нематоды

(Крыжановский, 1996), что и определило уменьшение размеров и некоторые морфологические изменения. Тело у видов *Abreinae*, наиболее часто встречающихся в помете (*Abraeus globulus*), маленькое (1,3-1,6 мм), коренастое, почти круглое, сверху покрыто редкими и короткими булавовидными прямостоячими щетинками, а не гладкое, как у других копрофильных гистерид. На переднегруди имеется большое углубление, в которое может вкладываться не только усик, но и передняя нога. Такая форма тела в сочетании с относительно длинными ногами позволяют *Abraeus* быстро передвигаться в поисках пищи, используя уже существующие ходы и естественные скважины, не проделывая новых. Поэтому их голени не несут зубцов и вооружены лишь слабо выраженными шипиками.

Hydrophilidae филогенетически близки *Histeridae*, а их копрофильные виды (*Sphaeridiinae*) обладают и морфологическим сходством с гистеридами. Имаго *Hydrophilidae* - копрофаги, и их связи с пометом более тесные, чем у *Histeridae*, большая часть которых кроме помета могут встречаться и в других местах массового размножения личинок мух – на падали, в кухонных отбросах и т.п. Тело *Hydrophilidae* обтекаемое, округлое или каплевидное, от слабо выпуклого (*Sphaeridium*), до выпуклого (*Cercyon*) и сильно выпуклого (*Cryptopleurum*, *Pachysternum*). Верх тела у большинства видов гладкий, блестящий, лишь у *Cryptopleurum* в тонких прилегающих волосках. Низ частично покрыт гидрофобными волосками. Для дыхания в жидких экскрементах используется субэлитральная полость, располагающаяся между плотно сомкнутыми надкрыльями и брюшком, в которую открываются дыхальца. Голова направлена косо вперед, что способствует и питанию, и передвижению. Ноги копательные, с уплощенными бедрами и голеньями.

Копрофильные *Staphylinidae* (рис. 17) разнообразны и многочисленны, отличаются по типу питания, хронологической связи с субстратом и степени приуроченности к нему, по уровню мобильности. Это многообразие находит отражение в габитуальных особенностях, отражающих специфику разных

групп стафилинид, сочетающихся с общими чертами, присущими этому семейству жесткокрылых.

По форме тела можно выделить два крайних типа стафилинид:

- удлиненное, параллельностороннее тело, с большой прогнатной головой, хорошо выраженным шейным перехватом. Переднеспинка небольшая, сочленена с надкрыльями менее жестко, чем у следующей группы, ширина ее примерно равна ширине головы. Брюшко параллельное, подвижное. Ноги сильные, длинные, бегательные. Представителями этой группы являются *Philonthus* spp., *Ontholestes* spp., *Emus hirtus*.
- тизануроидное, каплевидное тело, с небольшой гипогнатной головой, способной втягиваться глубоко в переднеспинку. Переднеспинка выпуклая, широкая и большая, ее основание равно по ширине надкрыльям и краем накрывает их. Брюшко суживается к вершине. Ноги ходильные и бегательные. Такой облик характерен для *Tachinus* spp., *Cilea silphoides*.

Между двумя описанными выше формами существуют переходные, отличающиеся большей (*Aleochara* spp.) или меньшей (*Leptacinus* spp., *Xantholinus* spp.) шириной тела, формой брюшка (уплощенное, чуть расширяющееся к вершине у *Platystethus*, *Aploderus*, сильнее у *Megarathrus*).

Форма и размеры головы у стафилинид определяются характером питания и способом добывания пищи, а также долей ее участия в прокладывании ходов. Переднеспинка у большинства видов небольшая, часто уже головы, разнообразная по форме – от поперечной до сердцевидной, узкой продольной. Лишь виды с тизануроидной формой тела имеют относительно большую переднеспинку с широким основанием. Надкрылья встречающихся в помете видов *Staphylinidae* укорочены и закрывают лишь переднюю треть брюшка. Сочетание коротких элитр с длинным членистым брюшком обеспечивает возможность быстрого передвижения по извилистым ходам между частицами субстрата. Ноги у стафилинид хорошо развиты, бегательные или ходильные.

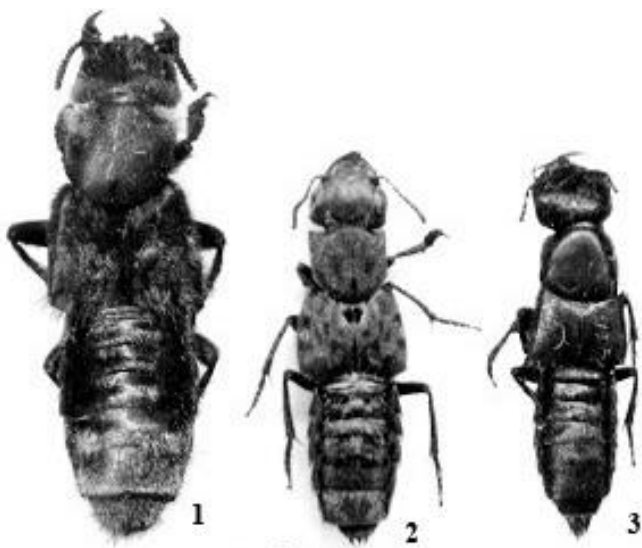


Рис. 17. Копрофильные Staphylinidae

1 – *Emus hirtus*; 2 – *Ontholestes tessellatus*; 3 – *Philonthus splendens*.

Покровы копрофильных видов защищают тело насекомого от налипания частиц субстрата или прилипания (особенно мелких *Oxytelus*, *Atheta*) к поверхностной пленке жидкости, покрывающей отдельные его конгломераты. Это достигается развитием волосков, щетинок, либо с помощью гладкой поверхности. Лишь некоторые виды относительно равномерно опушены (*Emus hirtus*, *Ontholestes* spp.), у большинства стафилинид опушение отдельных частей тела сочетается с гладкими, слабоскульптурированными участками, несущими щетинки разной длины (*Aleochara*, *Tachinus* и др.).

По локализации в субстрате и характеру трофики мы выделяем несколько групп стафилинид, каждая из которых имеет морфологические особенности:

а) поверхностные хищники, основу питания которых составляют имаго мух (*Ontholestes* spp., *Emus hirtus*), но могут питаться также яйцами, личинками мух (*Ontholestes* spp.) и пластинчатоусыми жуками (*Emus hirtus*). На добычу нападают

стремительным, коротким броском, затаившись на поверхности или в щелях субстрата. Тело их удлинненное, гибкое, что позволяет им, несмотря на крупные размеры, использовать щели полости при добывании пищи. Подвижность отделов тела сочетается с сильными ногами, что позволяет загигать брюшко на спинную сторону при передвижении по поверхности помета. Эта особенность имеет важное значение при охоте, т.к. при этом увеличивается скорость бега за счет переноса центра тяжести ближе к грудным сегментам, несущим локомоторную функцию, и ликвидируется трение брюшка о субстрат. Типичные эпибионтные хищники *Ontholestes* и *Emus* густо опушены и имеют общий темный фон окраски, на фоне которого располагаются визуально расчленяющие тело контрастные пятна, что очень эффективно маскирует насекомое. Голова у них большая, поперечная или квадратная, с широко расставленными мандибулами, имеющими длинные утолщенные дистальные концы с острыми зубцами (рис. 17). Ноги, особенно задние, длинные, бегательные, с удлиненными бедрами, сильные, при ходьбе и беге широко расставляются в стороны. Длинные лапки средних и задних ног (их длина примерно равна длине голеней) позволяют жукам передвигаться по поверхности свежего помета, не проваливаясь. Наблюдения на субстрате за *Ontholestes* spp. показывают, что, вероятно, эти хищники используют для приманивания жертвы секреты пигидиальных желез. Подобный механизм охоты описан для *Leistotrophus versicolor*, также охотящегося на мух на поверхности помета и падали (Forsyth, Alocock, 1990).

б) хищные виды, в равной мере встречающиеся как на поверхности помета, так и в его толще. К этой группе относятся некоторые крупные *Philonthus* (*Ph. nitidus*, *Ph. marginatus*, *Ph. splendens* и др.), которых часто можно увидеть на поверхности. Пищу они добывают, нападая из щелей на мелких копрофильных мух, вытаскивая яйца мух из верхних слоев субстрата или преследуя личинок в ходах. Специализация к обитанию в помете в этой группе выражена слабо, это универсальные эврибионтные хищники, которые встречаются кроме помета в других подобных субстратах (падаль, кухонные отбросы, подстилка и т.д.), где присутствуют скопления

пищевых объектов, главным образом личинок двукрылых. Они лишены густого опушения и окрашены преимущественно однотонно, в черный цвет, иногда с красными участками (*Ph. nitidus*, *Ph. spinipes*). Голова у видов, нападающих на имаго мух и крупных личинок копрофильных насекомых (*Ph. nitidus*, *Ph. splendens* и др.), большая, чаще квадратная, с широко расставленными мандибулами, имеющими длинные утолщенные дистальные концы с острыми зубцами. Переднеспинка широкая, почти квадратная или сердцевидная. У видов *Philonthus*, нападающих на небольших мух, питающихся яйцами и личинками средних размеров, голова может быть овальной с более узкими основаниями мандибул. Ноги, как и в предыдущей группе хищных стафилинид, длинные, бегательные, сильные, с удлинненными лапками средних и задних ног. С их помощью, а также используя голову, виды этой группы могут протискиваться между частицами помета.

в) хищники, обитающие внутри помета, добывающие себе пищу (яйца и личинки насекомых, нематоды), преследуя ее в ходах и естественных щелях субстрата, чему способствуют их небольшие размеры и гибкое тело. К этой группе относится большое количество факультативных, а также и случайных копробионтов, являющихся скважными субстратными спецификами (*Xantholinus*, *Leptacinus* и др.). Среди копрофильных стафилинид, обитающих внутри помета выделяются два уже упоминавшихся выше типа формы тела - параллельностороннее и тизануроидное.

Первый тип представлен мелкими *Philonthus* spp. (*Ph. agilis*, *Ph. concinnus*, *Ph. varius*, *Ph. varians*, *Ph. albipes* и др.), *Aleochara* spp. (*A. intricata*, *A. milleri*, *A. bilineata*, *A. bipustulata* и др.), питающихся преимущественно яйцами и небольшими личинками мух, личинками гельминтов. Голова у видов этой группы небольшая, чаще овальная, переднеспинка узкая. Мелкие *Philonthus* spp. кроме очертаний головы и более узких оснований мандибул, внешне не отличаются от более крупных видов предыдущей группы. *Aleochara* spp. имеют специфическую форму, по которой они легко отличимы от других стафилинид – тело в мелких волосках, коренастое, слитое с более широким, тяжелым брюшком. Голова маленькая,

направлена вниз, мандибулы треугольные, без зубцов, с широким основанием и чуть изогнутыми внутрь концами. Переднеспинка отчетливо поперечная. Задние ноги длиннее остальных, сильные, брюшко при беге по поверхности сильно загибается вверх и вперед, тем самым центр тяжести переносится ближе к грудному отделу, несущему локомоторную функцию. При передвижении в ходах оно касается субстрата.

Форму тела второго типа – каплевидную, тизануроидную имеют копрофильные *Cilea silphoides*, а также виды *Tachinus* (*T. rufipes*, *T. marginatus*, *T. fimetarius* и др.), которые не имеют выраженной экологической специализации и облигатной связи с пометом, однако часто фигурируют в фаунистических сводках, посвященных фауне копробионтов разных регионов мира, что позволяет рассматривать их, по крайней мере, в качестве факультативных копробионтов. Тело *Cilea*, *Tachinus* лишено опушения, лишь последние сегменты брюшка несут длинные щетинки. Голова небольшая может втягиваться в переднеспинку до глаз. Рацион *Aleochara* и *Tachinus* сходен (яйца и личинки младших возрастов копрофильных мух, гельминты), поэтому строение ротового аппарата *Tachinus* напоминает таковое *Aleochara* – их небольшие, треугольные мандибулы имеют широкое основание и острые, чуть загнутые внутрь, концы. Надкрылья длинные, сравнительно большие. Брюшко суживается к вершине, мембраны между его сегментами очень эластичны, что позволяет телескопически втягивать сегменты друг в друга, сильно укорачивая брюшко, и поворачивать его в разные стороны, обеспечивая тем самым насекомому продвижение в полостях субстрата. Ноги, как и у предыдущих групп, сильные, бегательные, но меньшей длины, так как при продвижении в скважинах и добывании пищи жукам не требуются высокие скоростные качества.

г) обитающие внутри помета копрофаги и миксофаги. Это виды, основу питания которых составляют экскременты животных, микрофлора и мицелий грибов, развивающиеся в помете, иногда яйца мух и гельминтов. К этой группе относятся стафилиниды с низким уровнем мобильности, с помощью ног и головы способные расширять щели в субстрате для продвижения вперед (*Oxytelus* spp., *Platystethus cornutus*, *P.*

arenarius, и некоторые др.). Эта особенность находит отражение в морфологии этой группы. Тело их широкое, параллельностороннее, слегка сплющено дорсовентрально. Голова большая, слабопоперечная или квадратная, по ширине примерно равна переднеспинке, уплощенная, при расширении скважности действует как лопата. Мандибулы с широким основанием, но более узкие, чем у *Aleochara* и *Tachinus*, удлинены и на вершине несут 2-3 зубца. Форма мандибул, характер их прикрепления, строение дистальной части и режущего края свидетельствуют о сапрофагии, либо питании мелкой и малоподвижной добычей. Голова, переднеспинка, надкрылья несут развитую макро- и микроскульптуру – глубокие продольные вдавления, пунктировку, шагреневую. Подобные образования выполняют защитную функцию, но утяжеляют тело, и присутствуют только у малоподвижных стафилинид (Тихомирова, 1973).

Ноги значительно короче, чем у предыдущих групп, ходильные. Бедра лишь чуть длиннее голеней или равны им, лапки обычно составляют половину длины голеней или короче. Передние и средние голени у *Oxytelus*, *Platystethus* приспособлены для копания, слегка уплощены и несут по внешнему краю ряд мелких зубцов.

Для перемещений в толще субстрата жесткокрылые используют различные способы.

По данным наблюдений в садках, в толще помета и верхних слоях почвы под ним Scarabaeidae передвигаются путем активного прокладывания ходов, сочетая раздвигание частиц субстрата с копанием. Продвижение в этом случае обеспечивается согласованной работой головы и ног, однако в разных группах скарабеев значение этих частей тела в перемещении насекомого не одинаково.

У *Onthophagus*, *Aphodius* голова активно участвует в копании и работает как лопата. Она небольшая, подвижная, прогнатная, в передней части несет хорошо развитый трапециевидный выступ – наличник, полностью прикрывающий мандибулы сверху. Наличник по внешнему краю может быть выемчатым или зубчатым, что усиливает его копательную функцию. У *Geotrupes* голова при рытье играет второстепенную

роль, наличник развит слабее и не прикрывает верхних челюстей. Ноги у Scarabaeidae копательного типа, с относительно короткими, расширенными посередине бедрами. Голени утолщенные, на разных парах ног могут отличаться по форме и вооружению. Основную нагрузку при продвижении, наряду с головой, несут передние ноги, голени которых расширены и вооружены вершинной шпорой и зубцами, число которых колеблется от 3-4 (*Onthophagus*, *Euoniticellus*, *Aphodius*) до 8 (*Geotrupes*). У *Onthophagus*, *Euoniticellus* средние и задние ноги при прокладывании ходов играют подчиненную роль и служат преимущественно для отгребания частиц субстрата. У *Geotrupes* при продвижении основную функцию выполняют ноги, а не голова, поэтому все пары ног хорошо развиты, мощные, голени передних ног вооружены многочисленными зубцами, средние и задние голени несут 2-3 поперечных кия, щетинки и шпоры, что усиливает их прочность, опорность и способствует рытью. У *Aphodius* в прокладывании ходов участвуют, помимо головы, все три пары ног, однако они менее сильные, тоньше, чем у *Geotrupes*, и могут быть длиннее. Голени передних ног *Aphodius* вооружены 3-4 зубцами по внешнему краю, средние и задние несут 2 поперечных кия, венчик одинаковой или разной длины шипиков и 1-2 вершинные шпоры. Шпоры и шипики способствуют закреплению тела насекомого при копательных движениях головы. Такое строение конечностей связано с тем, что *Aphodius* не делают норок в почве и связаны преимущественно с пометом или рыхлым верхним слоем почвы под ним, нередко со скоплениями разлагающейся органики, что не требует мощных конечностей для рытья.

Histeridae в помете и верхних слоях почвы под ним передвигаются в зависимости от размера тела - либо используя ходы личинок мух и других копрофагов, либо самостоятельно проделывают ходы путем расширения существующих скважин, раздвигая частицы субстрата. Тело их приспособлено к обоим способам движения. При прокладывании и расширении существующих ходов гистериды втягивают голову в переднегрудь и вонзают переднюю часть тела между частицами помета. Далее продвижению способствуют относительно

короткие, сильные ходильно-копательные ноги, приспособленные к копанию, отгребанию субстратных частиц и ходьбе. Бедра их уплощенные, могут нести короткие щетинки. Голени тоже плоские, копательного типа. Передние голени расширены больше остальных и вооружены волосками, шипиками и 4-8 зубцами на внешнем крае, имеют желобок для вкладывания тонкой и короткой лапки при копании. Средние и задние голени несут разное количество развитых шипов и щетинки. В скорости перемещений имаго Histeridae, как и их личинки, уступают хищным Staphylinidae, уровень мобильности их средний.

У Hydrophilidae можно проследить зависимость степени развития вооружения голеней от размеров тела и структурных особенностей субстрата на разных сроках его существования. *Sphaeridium*, предпочитающие свежий помёт, появляются в первые часы его существования, когда субстрат еще жидкой консистенции и передвижение в нем напоминает скорее плавание, чем копание или ходьбу. Для продвижения их крупного тела необходимы большие усилия, чем мелким гидрофилидам. Ноги *Sphaeridium* длиннее, голени менее уплощены, чем у других копробионтных Hydrophilidae и вооружены рядами развитых крупных шипов, длина которых приближается к ширине голени. При передвижении в конском помёте *Sphaeridium* передвигаются, раздвигая частицы субстрата, а шипы выполняют опорную функцию. Мелкие *Cercyon*, *Cryptopleurum*, *Pachysternum* более обычны и многочисленны в конском помёте, структура которого представлена отдельными конгломератами и мало напоминает экскременты коров. В коровьем помёте они появляются чуть позже *Sphaeridium*, когда субстрат теряет большую часть влаги и становится вязким. Передвигаются мелкие гидрофилиды с меньшими усилиями, чем *Sphaeridium*, преимущественно расширяя имеющиеся естественные скважины. Ноги их ходильно-копательные, имеют плоские голени (особенно передние) с мелкими, напоминающими зубцы, шипиками.

Staphylinidae для перемещений в помёте не прокладывают ходов, а используют естественную скважность, причем некоторые из них (часть *Oxytelus*, *Platystethus cornutus*,

Aploderus caelatus) способны расширять существующие ходы, используя голову и ноги.

Приспособления к поиску субстрата

Успех в поисках мест концентрации пищи обусловлен у копрофильных насекомых выработанной способностью к полету, который у большинства видов Coleoptera прямолинеен.

В поисках субстрата обоняние превалирует над зрением. Независимо от формы и длины усиков они несут большое количество хеморецепторов, помогающих копробионтам обнаруживать запахи аммиака и других специфических соединений, присущих свежему помету и разлагающейся органике. При передвижении в субстрате усики большинства видов прячутся в специальные желобки на нижней части головы и переднегруди, у факультативных копробионтов прижимаются к телу со стороны спины и при выходе на поверхность тщательно очищаются с помощью лапок.

Основную роль в поисках помета у копрофильных насекомых играют органы обоняния - усики. Коленчатые усики Scarabaeidae, снабженные 3-члениковой булавой, несут большое количество обонятельных сенсилл, что способствует обнаружению запаха помета на большом расстоянии. При копании они прижимаются к нижней части головы. В распознавании субстрата участвуют и хорошо развитые глаза, однако, по нашим наблюдениям, они при этом играют второстепенную роль.

Развитое обоняние позволяет Histeridae не только обнаружить запах субстрата на значительном расстоянии, но и способствует поискам личинок мух в субстрате. Усики у них коленчатые, с длинным стебельком и коротким 6-7-члениковым жгутиком, с округлой опушенной булавой. Благодаря такому строению, они при общей относительно небольшой длине несут большое число хеморецепторных сенсилл (Крыжановский, 1989).

Усики у встречающихся в помете Staphylinidae видов могут быть четковидными (*Oxytelus*, *Aploderus*, *Platystethus* и др.), слабонитевидными (*Tachinus*). Независимо от формы и длины

усиков они несут большое количество хеморецепторов, помогающих стафилинидам обнаруживать запахи аммиака и других специфических соединений, присущих свежему помету и разлагающейся органике. Эти субстраты привлекают стафилинид обилием пищи, и в их поиске обоняние превалирует над зрением.

Успех в поисках мест концентрации пищи обусловлен у копрофильных видов выработанной способностью к полету.

У Scarabaeidae и Geotrupidae расселению и поискам помета способствуют хорошо развитые крылья. Жилкование у них кантароидного типа, без поперечных жилок со слившимися концевыми частями медиальной и кубитальной жилок. Полет у крупных и средних видов (*Geotrupes*, *Onthophagus*) прямолинейный, у мелких (*Aphodius*) более маневренный.

Крылья у Histeridae хорошо развиты, узкие и удлинённые, что свидетельствует о возможности быстрого полета.

Задние крылья Staphylinidae хорошо развиты с характерным жилкованием "стафилиноидного типа" – с малым количеством продольных и отсутствием поперечных жилок. Крылья узкие и длинные, превышают длину тела, что способствует быстрому и маневренному полету. Мелкие виды стафилинид (*Oxytelus* spp., *Platystethus* spp., *Atheta* spp.) способны летать даже во время дождя, избегая с помощью маневрирования попадания капель. Для того, чтобы спрятать длинные задние крылья под короткие элитры, используется сложный механизм тоекратного складывания крыльев, в котором участвуют брюшко и задние ноги.

Использование неоднородности структуры и температурного режима различных слоев помета, его динамики в течение суток; образование агрегаций при понижении температуры.

Как показали измерения, температура на поверхности субстрата и внутри его существенно отличаются от температуры окружающего воздуха и поверхности почвы, превышая их на несколько градусов (Псарев, 2006). Это объясняется высокой влажностью и проходящими здесь процессами бактериального брожения. Различен и температурный режим разных слоев, что

является причиной вертикальных миграций насекомых в течение дня, позволяющих выбирать участки с наиболее оптимальной температурой в данное время суток, что создает благоприятные условия для развития личинок и поддержания активности имаго даже при низких значениях температуры воздуха и почвы. Кроме того, при значительных понижениях температуры, которые не редки на горных пастбищах, личинки склонны к образованию агрегаций в центре помета, что также способствует сохранению активности.

Локализация жесткокрылых в помете динамична во времени и определяется распределением трофических ресурсов, влажностью и температурным режимом. Личинки-копрофаги большинства видов мух, служащие пищей большому числу хищных личинок и имаго жесткокрылых, обычно образуют одновидовые агрегации и совершают вертикальные перемещения, выбирая слои субстрата с оптимальной температурой. Личинки жесткокрылых – части Scarabaeidae (*Aphodius* spp.), Staphylinidae (*Aploderus caelatus* Grav., *Oxytelus piceus* L., *Platystethus cornutus* Grav., *P. arenarius* Four. и др.), Hydrophilidae, Histeridae – появляются позже личинок мух, когда за счет скважности и циркуляции воздуха температура разных слоев не имеет резких различий, и фактором, определяющим их локализацию, становится влажность. По уровню мобильности личинки пластинчатоусых значительно уступают личинкам мух, и протяженные миграции им не свойственны, располагаются они обычно ближе к центру и в нижних слоях помета. Личинки некоторых Scarabaeidae и Geotrupidae (*Onthophagus* spp., *Geotrupes* spp.) развиваются в запасах корма, сделанных родителями в норках под субстратом. Хищные личинки Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae в поисках добычи перемещаются по всей толще субстрата, используя ходы других копробионтов и естественную скважность.

Субстратное распределение имаго копробионтных насекомых в помете определяется преимущественно их трофической специализацией. Копрофаги *Aphodius* (Scarabaeidae), *Sphaeridium* (Hydrophilidae), часть *Oxytelus*, *Platystethus* (Staphylinidae) питаются в толще субстрата ближе к поверхностному слою, причем *Aphodius* могут образовывать

агрегации, связанные с копуляцией, и в дальнейшем рассредоточиваются. *Onthophagus*, *Geotrupes* проникают вглубь до границы "помет-почва", где роют наклонные и вертикальные норки для питания и развития потомства. *Cercyon* spp., *Pachysternum haemorrhoum* Motsch., *Cryptopleurum minutum* F. (Hydrophilidae) в 2 – 3-х суточном коровьем помете локализуются под коркой или на границе "помет-почва", в подсыхающих участках, где могут образовывать небольшие скопления. Здесь же охотятся *Hister*, *Atholus* (Histeridae). Хищные *Philonthus*, *Aleochara* мобильны и перемещаются по всему субстрату, однако в свежем помете не проникают в глубинные слои, а перемещаются либо в полостях под поверхностной коркой, либо на границе "помет-почва" на разном удалении от внешнего края. По мере высыхания помета, они, как и Histeridae, проникают в его толщу, используя ходы копрофагов.

В конском помете из-за большего объема и неоднородности структуры наблюдается большая дифференциация условий среды в вертикальном и горизонтальном направлениях, чем в коровьем. В связи с этим, имаго и личинки насекомых более склонны к агрегированию в отдельных локусах, отличающихся, главным образом, уровнем влажности. На подсыхающих участках можно встретить более десятка мелких *Philonthus* (*Ph. albipes*, *Ph. agilis*, *Ph. varius*, *Ph. lepidus* и др.), *Aleochara* (*A. bipustulata*., *A. bilineata*, *A. intricata*), *Hister sibiricus*, *Atholus bimaculatus*., *Cercyon* spp., *Pachysternum haemorrhoum*, *Cryptopleurum minutum*; в более увлажненных местах, кроме концентрации личинок мух, можно обнаружить до 20 особей *Aphodius rectu*., *A. immundus*, несколько десятков *Platystethus cornutus*.

Адаптации, связанные с эфемерностью субстрата

К этой группе адаптаций можно отнести биологические особенности, характерные для копрофильных жесткокрылых – это крупные яйца и ускоренные сроки развития преимагинальных стадий. Яйца копрофильных жесткокрылых характеризуются достаточным количеством питательных

веществ, необходимых зародышу для ускоренного развития, увеличиваются в размерах за счет всасывания влаги. Значительное увеличение размеров яйца в ходе развития эмбриона, ускоренное развитие личинок связано с быстрым изменением физико-химических свойств субстрата, сочетающимся с ростом конкуренции со стороны других копрофагов и прессинга со стороны хищных форм, количество которых увеличивается в ходе сукцессии.

У копрофильных видов скарабейд преимагинальные стадии развития жесткокрылых менее продолжительны по сравнению с экологически близкими видами, развивающимися в подстилке или компостах. Так например, развитие у жука-носорога *Oryctes nasicornis* L., связанного с компостами, стадия личинки длится 3—4 года, для копрофильных видов Scarabaeinae, Aphodiinae характерна однолетняя генерация (Николаев, 1987; Берлов и др., 1989; Мартынов, 2003; Ахметова, 2010). Подобное отмечается и у гистерид, у которых копро- некрофильные виды также обладают ускоренными сроками развития преимагинальных стадий – 24 -35 суток (Шапран, 1991).

Своеобразной адаптацией является и склонность имаго копрофильных жесткокрылых-копрофагов к образованию агрегации в начале заселения субстрата (Aphodiini, мелкие Hydrophilidae, Oxytelinae, Aleocharinae), что облегчает встречу полового партнера. Крупные виды затем рассредоточиваются в толще субстрата, мелкие сохраняют скопления .

Биотическая среда

Одним из направлений приспособительных реакций, обеспечивающих функционирование многовидового сообщества помета, является развитие коадаптаций, снижающих конкуренцию за ресурсы среды. Такие взаимные приспособления проявляются как у хищных форм, так и у копрофагов.

У хищников наблюдается разделение и по размерам и местообитанию пищевых объектов. Основу питания крупных стафилинид (*Philonthus*) составляют личинки II-III возрастов, которых они находят в ходах, у поверхностной корки, или во

время расползания личинок перед окукливанием. Мелкие *Philonthus* питаются яйцами и небольшими личинками мух преимущественно в толще субстрата. Менее многочисленные Histeridae питаются в глубине помета и под ним, их линейные размеры также коррелируют с размерами тела личинок. Различны и способы добывания пищи. У поверхностных хищников (*Scatophaga stercoraria*, *Ontholestes* spp.) в окраске доминируют коричневые и золотистые тона с визуально расчленяющими пятнами и перевязями, эффективно маскирующими насекомое на поверхности субстрата. Их охота складывается из коротких пробежек по поверхности субстрата, затаивания, прыжка-броска в сторону жертвы, в случае нескольких промахов они на некоторое время покидают поверхность субстрата, улетаая или скрываясь в щелях. Крупные *Philonthus*, питающиеся личинками и яйцами – хищники-рейдеры, находящиеся в постоянном движении в ходах и по периметру субстрата в поисках добычи. Средние *Philonthus* способны нападать на имаго мух из засады в щелях на поверхности помета. Histeridae находят добычу, прокладывая ходы в толще помета или под ним, или расширяя ходы других копробионтов.

Подобные коадаптации можно отметить и у копрофагов, но в этой группе, кроме субстратного распределения, хорошо выражено разделение по времени заселения и продолжительности использования пищевого субстрата. У имаго первыми через несколько минут после появления помета, его заселяют Diptera, которые питаются на поверхности в течение нескольких часов до образования твердой корки. Чуть позже появляются водолюбы рода *Sphaeridium* и некоторые *Aphodius* из скарабейд, *Oxytelus* из стафилинид. Численность этих копрофагов остается высокой на протяжении 1-3 дней, затем снижается, в это время увеличивается численность мелких копрофагов рода *Cercyon*, *Cryptopleurum* из Hydrophilidae, *Oxytelus* из Staphylinidae, появляются некоторые *Aphodius* (*A. foentes*, *A. fimetarius*). Подобное хронологическое разделение наблюдается и у личинок. Первыми появляются личинки мух, питающиеся жидким и влажным субстратом, потом личинки скарабейд и стафилинид – копрофагов, строение челюстей

которых позволяет питаться подсыхающим пометом. Некоторые из них питаются в нижних слоях помета, где сохраняется влажность, другие под субстратом на границе с почвой или в норках под субстратом, поедая корм, запасенный родителями

У копрофильных Scarabaeidae, катающих пищевые шары из помета, отмечен клептопаразитизм, при котором они воруют запасы друг у друга, но такие виды характерны для степных и аридных зон, среди западно-сибирских видов виды-клептопаразиты отсутствуют.

В паразитоидном комплексе коадаптации проявляются в использовании разными видами для яйцекладки отдельные фазы развития копрофильных мух. Так, перепончатокрылые Figitidae, Eucoliidae инвазируют личинок мух I-II возрастов, Ichneumonidae, Braconidae – личинок II-III возраста, Pteromalidae, Diapriidae, *Aleochara* из Staphylinidae откладывают яйца в пупарии мух.

Для специализированных паразитоидов характерна синхронизация жизненного цикла с циклом хозяев. Развитие копрофильных видов *Aleochara* заканчивается в среднем на 20-25 дней позже начала вылета мух. Благодаря такой сопряженности в системе «паразит - хозяин», имаго *Aleochara* появляются на пастбищах после зимней диапаузы в тот момент, когда количество мух и их личинок в природе достаточно, чтобы обеспечить развитие нового поколения паразитоидов.

Рассматривая взаимоотношения, складывающиеся в паразитоидном энтомокомплексе помета, можно отметить наличие приспособлений, снижающих конкуренцию между Нуменоптера и стафилинидами рода *Aleochara*. Наши данные показывают, что большая часть перепончатокрылых являются личиночно-куколочными паразитоидами, инвазирующими личинок мух в отдельных порциях помета на пастбищах и не встречающихся в скоплениях навоза, в местах ночных стоянок скота. Куколочные перепончатокрылые-паразитоиды (*Spalangia* spp., *Diapria conica* F., *Trichopria* spp.) приурочены к скоплениям навоза на небольших фермах, дойках, стоянках, где концентрация пупариев выше, чем на пастбищах. Стафилиниды рода *Aleochara*, благодаря наличию мобильной личинки I

возраста, которая способна к активному поиску пупариев, заражают мух как на пастбищах, так и в местах скопления экскрементов, причем в последнем случае степень инвазии пупариев выше.

Все выше сказанное можно проиллюстрировать на примере результатов изучения инвазии копрофильных мух паразитоидами на пастбище в верховьях рек Каракоба (Курчумский хребет). В отдельных порциях экскрементов на участках пастбища, где выпасался скот (коровы, лошади, овцы), и тырловом участке, где находилась многолетняя стоянка овец, было собрано 2490 пупариев *Anthomyiidae*, *Sarcophagidae*, *Muscidae*, *Sepsidae* и *Sphaeroceridae*. Результаты их инкубации представлены в таблице 4.

Таблица 4. *Инвазия пупариев копрофильных мух в верховьях р.Каракоба (Курчумский хребет, 1850 м над ур..м)*

Паразитоиды		Инвазия пупариев, (%):	
		овечье тырло	отдельные порции помета на пастбище
куколочные	<i>Spalangia nigripes</i>	5,6	-
	<i>Trichomalopsis sp.</i>	0,8	-
	<i>Aleochara bipustulata</i>	4,0	1,8
личиночно-куколочные	<i>Figites striolatus</i>	-	5,5
	<i>Eucoila sp.</i>	-	4,0
	<i>Trybliographa submontana</i>	-	10,2
	<i>Pentapleura pumilio</i>	-	1,1

Суммируя все вышесказанное, можно сделать вывод, что основными и относительно хорошо изученными приспособлениями жесткокрылых к обитанию в помете животных являются морфологические. Рассмотренные примеры затрагивают стороны их организации, связанные с обитанием в помете, и позволяющие, в то же время, заселять экологически сходные скопления мертвой органики в случае временного его отсутствия.

Вместе с тем, эфемерность субстрата, сроки существования которого гораздо короче жизни имаго, являются причиной развития приспособлений, служащих для его поиска, перемещения в воздухе или по различным поверхностям – развитые органы обоняния, крылья, строение второй и третьей пары конечностей. Так формируется адаптивный комплекс, в котором габитуальные и экологические особенности копробионтов оказываются тесно связанными и составляют единое целое.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ЛИЧИНОК И ИМАГО КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

На определенном этапе изучения сообществ живых организмов неизбежно возникает потребность в разработке определенных классификационных построений, которые давали бы более полную характеристику не только рассматриваемой группировки, но и особенностей населяемой ею среды, биотопа. В основе таких классификаций обычно лежат отдельные критерии или их сочетания, которые отражают адаптации вида, обеспечивающие возможность его существования в биотопе в составе данного сообщества. Наиболее полно такие адаптивные характеристики находят выражение в понятиях "экоморфа", "морфоэкологический тип", "жизненная форма", обсуждению содержания которых посвящены работы Д.А. Криволицкого (1967, 1971, 1999), М.Н. Нарзикулова (1970), Ю.Г. Алеева (1980), И.Х. Шаровой (1974, 1981, 1986), О.Л. Крыжановского (1989, 1996) и др. При изучении сообществ также широко используется и понятие "экологическая группа", в которую могут объединяться неродственные виды, не имеющие габитуального сходства, но близкие экологически (Любечанский, Мордкович, 1997; Мордкович, Любечанский, 1998).

В настоящее время разработаны классификации жизненных форм для многих таксонов насекомых, причем наиболее удачные системы затрагивают таксономически близкие группы – семейства, реже отряды. Для вычленения отдельных взаимоподчиненных категорий в таких классификациях используются сочетания морфологических и экологических критериев. Г.С. Медведевым (1970) при выделении морфоэкологических типов пустынных чернотелок использованы такие признаки, как общие размеры тела, специфика жизненного цикла, характер укрытий, тип питания, тип суточной активности, особенности передвижения, на основе чего выделены группы типов мелких и крупных форм,

скрытноживущих, сумеречных и ночных, роющих и т.д. Одна из самых удачных классификаций жизненных форм насекомых разработана И.Х. Шаровой (1974, 1981), которая при выделении жизненных форм жуужелиц использовала сочетание экологических (тип питания, движения, ярус обитания, суточная активность) и морфологических (форма тела, типы мандибул, ног и т.д.) критериев. Ею внедрена в экологию животных и применяемая многими исследователями терминология для отдельных рангов в иерархической классификации – на основе трофической специализации выделено три класса жизненных форм (зоофаги, миксофаги, симфила-мирмекофилы), которые, в свою очередь, на основе занимаемого яруса делятся на подклассы (фитобиос, эпибиос, стратобиос и др.), включающие различающиеся по морфологическим особенностям серии, группы, подгруппы жизненных форм. О.Л. Крыжановский (1989, 1996), основываясь на характеристиках выделенных ранее экологических групп гистерид (Крыжановский, Рейхардт, 1976) и их морфологических особенностях предложил классификацию жизненных форм Histeridae, отнеся их к классу гистероидных хищников, который разделил на четыре подкласса – геобионтов, микрогистерид, дендробионтов и мирмекофилов, термитофилов, внутри которых выделил серии и группы. В.А. Кашеевым (1999б) разработана классификация жизненных форм имаго стафилинид, в основе которой лежат способ использования среды (открыто-, скрытноживущие, скважники, симфила), тип передвижения (бегающие, норники, роющие), характер трофических связей (зоофаги, схизофаги, мицетофаги и др.). Наряду с классами, подклассами, сериями, автор системы вводит более крупные категории – тип (герпетобий, фитобий, геобий...), который предлагает рассматривать как общий образ жизни для большой группы организмов; подтип – мезофауна, отсекая позвоночных и микроорганизмы, и комплекс морфоэкологических типов – стафилиноидный, основываясь на уникальности габитуса стафилинид.

Классификации, основывающиеся лишь на экологических характеристиках, разработаны практически для всех основных семейств жесткокрылых, причем критерии для выделения группировок используются различные. Так, Р.Д. Жантиев (1963)

на основе встречаемости жуков-кожееда в различных местообитаниях выделяет среди них группы некробионтов, герпетобионтов, ботриобионтов, нидиколов, симбионтов ос и пчел и дендробионтов. Этот же принцип использован и в уже упоминаемой работе О.Л. Крыжановского и А.Н. Рейхардта (1976), которые выделили у гистерид пять основных экологических групп – сапрофилов, нидиколов, троглобионтов и эндогеев, мирмекофилов и термитофилов, обитателей ходов насекомых-ксилофагов. Г.В. Николаев (1990) по типу трофики среди пластинчатоусых жуков выделяет копрофагов, сапрофагов, фунгифагов, кератофагов, некрофагов, фитофагов и афагов. С.О. Негрбов (1999) по продолжительности пребывания в субстрате делит копрофильных пластинчатоусых на виды эврихронные (присутствующие на протяжении всего цикла разложения), олигохронные (пребывающие на протяжении 3 – 4 суток) и стенохронные (встречающиеся в субстрате не более двух суток).

Число морфоэкологических или экологических классификаций, которые охватывали бы не отдельные таксоны насекомых, а неродственные группы или группы, объединенные местообитанием, не велико. Общая классификация жизненных форм насекомых предложена В.В. Яхонтовым (1969), который использовал две категории признаков: для выделения групп высшего ранга им взято ярусное распределение насекомых в биотопах (геобионты, эпигеобионты, герпетобионты, хортобионты, тамно- дендробионты, ксилобионты и гидробионты), внутри этих групп определены более мелкие группировки (так, например, среди хортобионтов выделены экто- и эндобионты, обитающие соответственно на поверхности либо внутри травянистых растений). О.Г. Березиной и В.Г. Мордковичем (2000) предпринята незаконченная попытка разработки морфоэкологической классификации приводных жесткокрылых. А.М. Тлепаева (2005) на основе изучения экологии и морфологических особенностей околотовных насекомых предложила морфоэкологическую классификацию всего энтомокомплекса супралиторали (Diptera, Coleoptera, Heteroptera и др.), положив в основу выделения классов, подклассов и серий ярусность обитания и характер

передвижения (стратобионты бегающие подстилично-скважные и т.п.).

Системы, затрагивающие комплекс копрофильных насекомых, отсутствуют. Нами разработана экологическая классификация копрофильных Coleoptera, основой для разработки которой послужили многолетние исследования сообществ копрофильных насекомых.

Экологические группировки имаго

Имаго копрофильных жесткокрылых составляют основу биокомплекса помета на ранних и средних стадиях сукцессии. При разработке классификации нами использовались виды, связь с субстратом для которых является облигатной или факультативной. Для первых связь с экскрементами носит постоянный характер, вне субстрата они встречающиеся лишь во время поисковых миграций или в случае его временного отсутствия, что связано с режимом эксплуатации пастбища. Специализация к обитанию в отдельных порциях экскрементов или их скоплениях в этой группе хорошо выражена. Ко вторым мы относим жесткокрылых помимо помета встречающихся в других скоплениях гниющей органики – на падали, в компостах и т.п. субстратах, близких по топическим и трофическим свойствам, поэтому их адаптации носят более общий характер. В основу предлагаемой системы мы положили основной, на наш взгляд, фактор, определяющий габитуальные и экологические характеристики копробионтов – их ярусное распределение в субстрате. Не менее важным по значению признаком мы считаем трофическую специализацию видов, которая определяет уровень мобильности, способ передвижения и соответствующие морфологические адаптации. Ниже предлагается характеристика экологических групп имаго копрофильных жесткокрылых.

Среди облигатных и факультативных копробионтов встречаются виды, связанные с поверхностью помета (эпibiонты), обитающие в его толще (эндобионты) и занимающие промежуточное положение – обитающие на границе сред (гемизэндобионты).

Эпибионты. К этой группе относятся виды, передвигающиеся по поверхности помета, здесь же питающиеся, имеющие соответствующие габитуальные особенности, способные использовать для затаивания щели в субстрате или на его границе с почвой. Типичными представителями этой группы являются стафилиниды *Emus hirtus* L. – облигатный обитатель помета, и виды *Ontholestes*, встречающиеся кроме помета на падали (рис. 18: 1, 2).

По типу питания это хищники-подкарауливатели и засадчики, основу питания которых составляют имаго мух, пластинчатоусых жуков, реже находящиеся на поверхности или неглубоко в щелях яйца и личинки копробионтов. Ротовые органы приспособлены для схватывания добычи – широко расставленные длинные мандибулы, расположенные на квадратной или поперечной прогнатной голове с хорошо выраженным шейным перехватом. Тело опушено, удлинненное, гибкое, что позволяет им, несмотря на крупные размеры, проникать в щели и полости при добывании пищи и избегать налипания частиц субстрата. В окраске, в отличие от других копрофильных стафилинид, доминируют коричневые и золотистые тона с визуально расчленяющими пятнами и перевязями, эффективно маскирующими насекомое на поверхности субстрата.

Ноги бегательные (рис. 19: 13, 23, 29). Длинные лапки средних и задних ног несут опорные щетинки, что позволяют жукам передвигаться по поверхности свежего помета, не проваливаясь.

Высоко мобильные насекомые, основной способ перемещения – бег, перемежающийся прыжками. На добычу нападают стремительным броском, затаившись на поверхности или в щелях. Для увеличения скорости бега применяют прием, используемый многими стафилинидами при передвижении по открытым поверхностям – загибают брюшко на спину, что способствует переносу центра тяжести в область груди, выполняющей локомоторную функцию, и ликвидирует трение брюшка о субстрат.

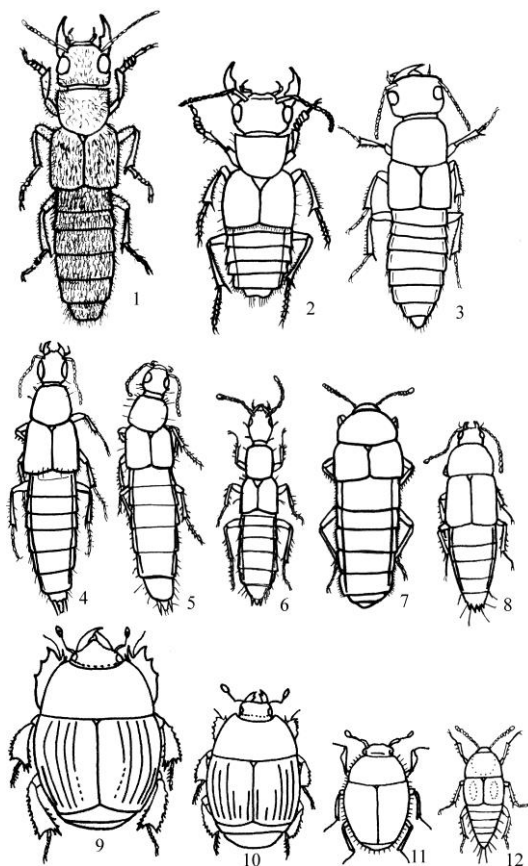


Рис. 18. Хищные копрофильные жесткокрылые эпи-, геми-эндобионты.

1 - *Emus hirtus* L. ; 2 - *Ontholestes tessellatus* Fourc.; 3 - *Philonthus splendens* F.; 4 - *Ph. marginatus* Stroem.; 5 - *Ph. cruentatus* Gmel.; 6 – *Gabrius* sp/; 7 – *Aleochara* sp.; 8 – *Tachinus* sp.; 9 - *Pachylister inaequalis* Ol.; 10 - *Hister sibiricus* Mars.; 11 - *Abraeus globulus* Creutz. (по Крыжановский, Рейхард, 1976); 12 - *Cilea silphoides* L.

Гемизэндобионты - хищные виды, в равной мере встречающиеся как на поверхности помета, так и в его (*Philonthus nitidus* F., *Ph. splendens* F. и др., рис.18: 3, 4). Пищу они добывают, нападая из засады на мелких копрофильных

насекомых, вытаскивая яйца мух из субстрата или преследуя личинок в ходах. Это универсальные эврибионтные хищники, которые встречаются кроме помета в других подобных субстратах (падаль, кухонные отбросы, подстилка и т.д.). Опушение у них отсутствует, гладкие покровы окрашены преимущественно однотонно, в черный цвет, иногда с красными участками (*Ph. spinipes* Sharp.). Голова либо квадратная, с широко расставленными мандибулами, либо овальная с более узкими основаниями мандибул. Ноги бегательные, с удлинненными лапками средних и задних ног.

Эндобионты - наиболее многочисленная и богатая в видовом отношении группа копробионтов. Все они, после обнаружения помета, стремятся поникнуть в его внутренние слои. Большинство видов этой группы – облигатные копробионты, общим для них является наличие адаптаций, позволяющих избежать налипания частиц помета или прилипания к ним самого насекомого – гладкие покровы, реже опушение всего тела или его отдельных частей, наличие длинных щетинок.

Тело обычно сильно склеротизировано, что защищает от повреждений о твердые минеральные частицы при продвижении в почве под субстратом и в его толще. Голени передних ног большинства видов вооружены зубцами, шипами, средних и задних – шипами, щетинками (*Scarabaeidae*, *Histeridae*, некоторые *Staphylinidae*). При рытье ходов и движении в них усики вкладываются в желобки на нижней части головы и переднегруди, у некоторых лапки передних ног вкладываются в желобки на голени. Группа разнообразна по трофике, характеру передвижения и уровню мобильности.

Хищные виды представлены *Staphylinidae* и *Histeridae*, пищей которым служат яйца и личинки насекомых, клещи, нематоды и т.п. живые объекты.

Staphylinidae этой группировки добывают себе пищу в ходах копробионтов и естественных скважинах субстрата. По скорости передвижения среди них можно выделить две группы. К первой относятся бегающие, преследующие добычу мелкие *Philonthus* с гибким телом и удлинненными ногами *Ph. agilis* Grav., *Ph. varius* Gyll., *Ph. varians* Payk., *Ph. albipes* Grav. и др.,

рис.18: 5, 6). Вторые с более коренастым телом передвигаются чуть медленнее (*Aleochara*, *Tachinus* и др. рис.18: 7, 12). питаются мелкими и малоподвижными объектами.

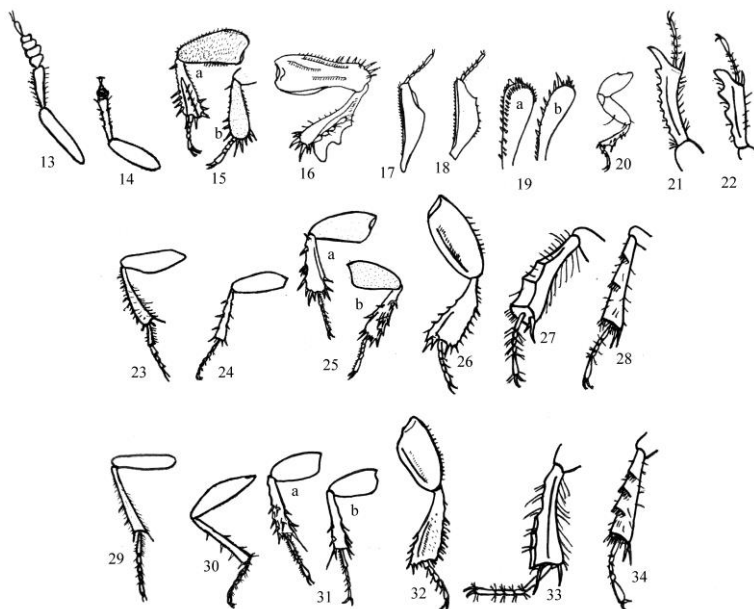


Рис. 19. Ноги копрофильных жесткокрылых.

13 – 22 передняя нога: *Ontholestes tessellatus* (13); *Tachinus* sp.; (14); *Sphaeridium bipustulatum* F. (15, a – снизу, b – сверху), *Pachylister inaequalis* (16); голень и лапка *Abreus globulus* (17) и *A. subconvexus* Kryzh. (18) (по Крыжановский, Рейхард, 1976); голень *Cercyon* sp. (19, a – снизу, b – сверху) (по Шатровскому, 1989); *Platistethus cornutus* Grav (20); *Geotrupes baicalicus* Rtt. (21); *Aphodius erraticus* L. (22).
23 – 28 средняя нога: *Ontholestes tessellatus* (23); *Tachinus* sp.; (24); *Sphaeridium bipustulatum* (25, a – снизу, b – сверху), *Pachylister inaequalis* (26); *Geotrupes baicalicus* (27); *Aphodius erraticus* (28).
29 – 34 задняя нога: *Ontholestes tessellatus* (29); *Tachinus* sp.; (30); *Sphaeridium bipustulatum* (31, a – снизу, b – сверху), *Pachylister inaequalis* (32); *Geotrupes baicalicus* (33); *Aphodius erraticus* (34).

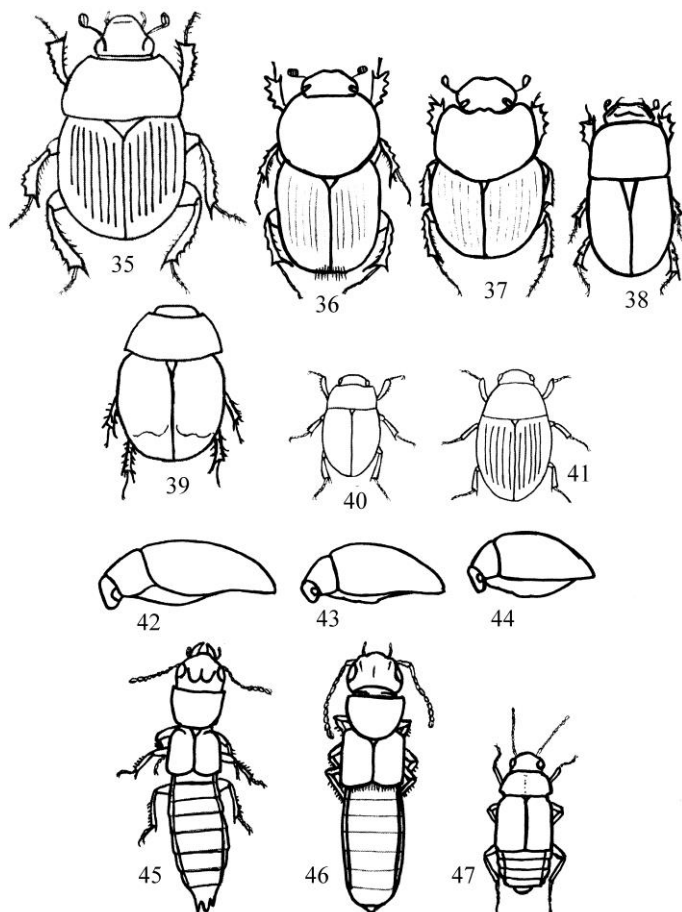


Рис. 20. Копрофильные жесткокрылые эндобииоты.

35 - *Geotrupes baicalicus*; 36 - *Oniticellus fulvus* Gz.; 37 - *Onthophagus gibbulus* Pall.; 38 - *Aphodius erraticus*; 39 - *Sphaeridium bipustulatum*; 40 - *Cercyon* sp.; 41 - *Cryptopleurum minutum* F.; 42 - *Sphaeridium bipustulatum*; 43 - *Cercyon quisquilius* L.; 44 - *Pachysternum haemorrhoum* Motsch.; 45 - *Platistethus cornutus*; 46 - *Aploderus caelatus* Grav.; 47 - *Megarthus denticollis* Beck.

Histeridae (*Hister* spp., *Atholus* spp. и др.) – ходящие и роющие хищники, пищевой рацион которых также составляет мелкая и малоподвижная добыча (яйца, личинки мух младших возрастов), вследствие чего и ротовой аппарат имеет сходное строение. От описанных выше хищных стафилинид отличаются морфологически и характером передвижения.

У копрофильных Histeridae тело слитное, гладкое, обтекаемое и выпуклое (рис. 18: 9, 10). В помете и верхних слоях почвы под ним передвигаются в зависимости от размера тела – либо используя ходы личинок мух и других копрофагов, либо самостоятельно проделывают ходы путем расширения существующих скважин, раздвигая частицы субстрата. При прокладывании и расширении существующих ходов жуки втягивают голову в переднегрудь и вонзают переднюю часть тела между частицами помета. Далее продвижению способствуют относительно короткие, сильные ходильно-копательные ноги, приспособленные к копанию, отгребанию субстратных частиц и ходьбе (рис. 19: 16, 26, 32). Передние голени расширены больше остальных и вооружены волосками, шипиками и 4-8 зубцами на внешнем крае, средние и задние голени несут шипы и щетинки. При рытье ходов и движении в них усики вкладываются в желобки на нижней части головы и переднегруды, лапки передних ног в желобки на голени. Немного отличаются морфологически от описанных выше копрофильных гистерид виды подсемейства Abreinae (рис. 18: 11), с маленьким округлым телом, сверху покрытым редкими щетинками. Благодаря маленьким размерам, они могут передвигаться в субстрате используя его пористость, не проделывая ходов самостоятельно. Поэтому их голени не несут зубцов и вооружены лишь слабо выраженными шипиками (рис. 19: 17, 18). В скорости перемещений имаро Histeridae уступают большинству хищных Staphylinidae, уровень мобильности их средний.

Вторую трофическую группировку эндобионтов составляю копрофаги, питающиеся экскрементами животных (Scarabaeidae, Hydrophilidae, часть Staphylinidae). Характер питания не требует быстрых перемещений, это насекомые с низким уровнем мобильности.

Форма тела у копрофильных скарабеоидов овальная, более или менее выпуклая (рис. 20: 35-38). В толще помета и верхних слоях почвы под ним Scarabaeidae передвигаются путем активного прокладывания ходов, сочетая раздвигание частиц субстрата с копанием. Продвижение в этом случае обеспечивается работой головы и ног, однако в разных группах скарабеид значение этих частей тела в перемещении насекомого не одинаково. У *Onthophagus*, *Copris*, *Aphodius* голова активно участвует в копании и работает как лопата. Она небольшая, подвижная, прогнатная, в передней части несет выступ – наличник, копательная функция которого усиливается наличием выемок или зубчиков по внешнему краю. *Geotrupes* прокладывают ходы в первую очередь с помощью ног, голова при рытье играет второстепенную роль, наличник развит слабее. У всех Scarabaeidae, Geotrupidae ноги копательного типа, с относительно короткими, расширенными посередине бедрами. Голени утолщенные, на разных парах ног могут отличаться по вооружению. У *Geotrupes*, выкапывающих глубокие норки под субстратом для питания и заготовки кормовых запасов для потомства, при продвижении основную функцию выполняют ноги, а не голова, поэтому все пары ног хорошо развиты, голени передних ног вооружены многочисленными зубцами, средние и задние голени несут 2-3 поперечных кия, щетинки и шпоры, что усиливает их прочность, опорность и способствует рытью (рис. 19: 21, 27, 33). У *Onthophagus*, *Euoniticellus*, выкапывающих неглубокие норки с помощью головы и ног, передние голени расширены слабее, несут меньшее количество зубцов. Их средние и задние ноги служат преимущественно для отгребания частиц субстрата, поэтому вооружены слабее. *Aphodius* не делают норок в почве и связаны преимущественно с пометом или рыхлым верхним слоем почвы под ним, нередко со скоплениями разлагающейся органики, что не требует мощных конечностей для рытья. Поэтому все три пары ног менее сильные, тоньше и длиннее. Голени передних ног *Aphodius* вооружены 3-4 зубцами по внешнему краю, средние и задние несут 2 поперечных кия, венчик шипиков и 1-2 вершинные шпоры, выполняющих опорную функцию при рытье (рис. 19: 22, 28, 34).

Имаго копрофильных Hydrophilidae морфологически сходны с гистеридами, но по типу питания они копрофаги. Тело их обтекаемое, округлое или каплевидное, от слабо выпуклого (*Sphaeridium*), до выпуклого (*Cercyon*) и сильно выпуклого (*Cryptopleurum*, *Pachysternum*) (рис. 20: 38-44). У Hydrophilidae можно проследить зависимость степени развития вооружения голеней от размеров тела и структурных особенностей субстрата на разных сроках его существования. *Sphaeridium*, предпочитающие свежий помет, появляются в первые часы, когда субстрат еще жидкой консистенции и передвижение в нем напоминает скорее плавание, чем копание или ходьбу. Для продвижения их крупного тела необходимы большие усилия, чем мелким гидрофилидам. Ноги *Sphaeridium* длиннее, голени менее уплощены, чем у других копрофильных Hydrophilidae и вооружены рядами развитых крупных шипов, длина которых приближается к ширине голени (рис. 15, 25, 34). При передвижении в конском помете *Sphaeridium* передвигаются, раздвигая частицы субстрата, а шипы выполняют опорную функцию. Мелкие *Cercyon*, *Cryptopleurum*, *Pachysternum* более обычны и многочисленны в конском помете, структура которого представлена отдельными конгломератами и мало напоминает экскременты коров. В коровьем помете они появляются чуть позже *Sphaeridium*, когда субстрат теряет большую часть влаги и становится вязким. Передвигаются мелкие Hydrophilidae с меньшими усилиями, чем *Sphaeridium*, преимущественно расширяя имеющиеся естественные скважины. Ноги их ходильно-копательные, имеют плоские голени (особенно передние) с мелкими, напоминающими зубцы, шипиками (рис.19).

Стафилиниды - копрофаги с помощью ног и головы способны расширять щели в субстрате для продвижения вперед (*Oxytelus piceus* L., *Aploderus caelatus* Grav., *Platystethus arenarius* Geoffr., и некоторые др.). Эта особенность находит отражение в морфологии этой группы. Тело их параллельное, слегка уплощено. Голова приспособлена для копания (рис. 20: 45, 46), покрыта ребрами, грубой шагреневой, придающими ей прочность. Ноги ходильные, уровень мобильности низкий. Передние и средние голени у *Oxytelus*, *Platystethus*, *Aploderus*

копательные, несут ряд мелких зубцов (рис. 19: 20). По данным А.Л. Тихомировой (1973), изучавшей характер перемещения некоторых видов стафилинид с помощью закопченной стеклянной пластинки, передние ноги у скрытноживущих видов, подобных копрофильным *Oxytelus*, *Platystethus*, при движении в ходах не расставляются в стороны, как у эпибионтных хищников, а выбрасываются вперед, что облегчает продвижение в узких ходах.

Часть стафилинид-эндобионтов сочетает питание экскрементами животных с поеданием микрофлоры и мицелия грибов, развивающихся в помете, питанием яйцами мух и гельминтов, являясь, таким образом, миксофагами. Среди них есть виды, морфологически не отличающиеся от ходящих и роющих копрофагов (*Platistethus cornutus* Grav., *P. nitens* Sahlb., большая часть копрофильных *Oxytelus* (*O. tetracarinus* Block., *O. nitidulus* Grav., *O. hamatus* Fairm. и др.), и виды с более широким уплощенным дорзо-вентрально телом, поперечной переднеспинкой, ходильными ногами (*Megarthus*) (рис. 47).

Еще одну малочисленную трофическую группировку эндобионтов составляют мицетофаги (микромицетофаги), питающиеся спорами грибов – Ptiliidae (*Acrotrichis*, *Pteliolum*), благодаря очень маленьким размерам (0.6 – 1.2 мм) свободно перемещаются между частицами субстрата. Тело их удлинненное, слабо выпуклое, ноги ходильные и скорость передвижения невысокая.

Приведенная характеристика имагинальных стадий копрофильных жесткокрылых затрагивает стороны их организации, связанные с обитанием в помете и позволяющие, в то же время, заселять подобные по экологическим свойствам скопления мертвой органики в случае временного его отсутствия. Вместе с тем, эфемерность субстрата, сроки существования которого гораздо короче жизни имаго насекомых, вызывают необходимость развития приспособлений, служащих для его поиска, перемещения в воздухе или по различным поверхностям – развитые органы обоняния, крылья, строение второй и третьей пары конечностей. Так складывается комплекс адаптаций, в котором габитуальные и экологические

особенности копробионтов оказываются тесно связанными и составляют единое целое.

Учитывая все эти факторы, ниже мы предлагаем систему экологических группировок копрофильных жесткокрылых, используя терминологию примененную И.Х. Шаровой (1974) для жужелиц. Состав выделенных группировок может меняться по мере пополнения данных по экологии отдельных видов.

Класс копрофилы

Подкласс эпибионты

серия хищники, подкарауливатели и засадчики

группа бегающие, высококомобильные (Staphylinidae: *Emus*, *Ontholestes*)

Подкласс гемизэндобионты

серия хищники подкарауливатели и преследователи

группа бегающие, высококомобильные (Staphylinidae: *Philonthus marginatus*)

Подкласс эндобионты

серия хищники

группа бегающие, высококомобильные

(Staphylinidae: *Philonthus* – *Ph. agilis*, *Ph. varius*, *Ph. albipes*)

группа ходящие и бегающие, уровень мобильности средний (Staphylinidae: *Aleochara intricata* Mnnh., *A. milleri* Kr., *Cilea silphoides* L., *Tachinus rufipes*)

группа ходящие и роющие, уровень мобильности средний (Histeridae: *Hister sibiricus* Mars.; *Atholus bimaculatus* L.; *A. duodecimstriatus* Schrank.)

серия копрофаги

группа ходящие и роющие, уровень мобильности низкий (Staphylinidae: *Oxytelus piceus*, *Aploderus caelatus*, *Platystethus arenarius*; Scarabaeidae: *Aphodius vittatus* Say, *A. comma* Rtt.; Hydrophilidae: *Pachysternum haemorrhoum* Motsch. *Cryptopleurum minutum* F., *Megasternum obscurum* Marsham., *Cercyon* spp.)

группа роющие, уровень мобильности низкий
(Scarabaeidae: *Aphodius fossor* L., *A. erraticus* L.;
Hydrophilidae: *Sphaeridium* spp.)

группа норники, уровень мобильности низкий
(Scarabaeidae: *Onthophagus* spp.; Geotrupidae: *Geotrupes*
spp.)

серия мицетофаги

группа ходящие, уровень мобильности низкий (Ptiliidae:
Acrotrichis)

серия миксофаги

группа ходящие, уровень мобильности низкий
(Staphylinidae: *Megarthus denticollis* Beck, *M. depressus*
Payk.,)

группа ходящие и роющие, уровень мобильности низкий
(Staphylinidae: *Platistethus cornutus*, *Oxytelus*
tetracarinus).

Экологическая классификация личинок

Изучение габитуальных и экологических характеристик организмов может служить основой для их классификаций. Из литературы известны морфологические описания личинок отдельных таксонов насекомых, входящих в энтомокомплексы разных типов помета, и некоторые сведения по их экологии (Зимин, 1951; Медведев, 1952; Потоцкая, 1967; Николаев, 1990 и др.), однако общей экологической классификации, которая затрагивала бы и морфологические особенности личинок этой специфической группировки, не существует. Нами была предпринята попытка создания подобной классификации личинок жесткокрылых, развивающихся в отдельных порциях экскрементов животных. Наблюдения за перемещением личинок, степенью их мобильности, жизнедеятельностью проводились в полевых условиях на специальных площадках, в лаборатории изучались морфология личинок, характер питания, наблюдения за передвижением велись в садках и чашках Петри.

Продолжительность связи с пометом у копрофильных насекомых различна. Одни из них связаны с пометом большую часть жизненного цикла – от фазы яйца до момента выхода из

куколки (мелкие Oxytelinae, Aleocharinae из Staphylinidae). Личинки других, закончив питание, могут покидать субстрат и окукливаться в почве под ним или рядом (часть Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae). Третьи, с продолжительной личиночной фазой, покидают субстрат, заканчивают питание и окукливаются в подстилке или почве далеко от него (личинки крупных Staphylinidae).

Передвижение в толще помета, как и в любом плотном субстрате, возможно либо путем использования его естественной скважности, ходов других копробионтов, либо путем прокладывания новых ходов. Детально характеристика личинок копрофильных жесткокрылых дана нами ранее, здесь же мы затронем только те их особенности, которые связаны с рассматриваемым вопросом.

Личинки Scarabaeidae и Geotrupidae – копрофаги, имеют характерную для этого семейства С-образную форму. Миграции у личинок *Aphodius* spp. ограничиваются объемом порции помета и связаны, главным образом, с изменениями влажности, происходящими в ходе его старения. У личинок, развиваются под пометом в норках разной степени сложности, где питаются запасами корма, заготовленными родителями (*Geotrupes*, *Onthophagus*, *Euoniticellus*), движения минимальны.

Камподиевидные личинки стафилинид в помете передвигаются, используя скважины и ходы копрофагов. Стафилиноморфные личинки Staphylinidae – мобильные хищники, начинающие свое развитие в помете, а заканчивающие, как правило, в подстилке и почве. Узкое гибкое тело, защищенное пластинами прочной кутикулы, позволяет быстро перемещаться в описках добычи.

Алеохароморфные личинки по типу питания – копро-сапрофаги, мелкие хищники, питающиеся неподвижными или малоподвижными объектами (яйца, личинки гельминтов), или паразитические (*Aleochara* spp.). Почти вся их жизнь связана с субстратом. Такой образ жизни не требует быстрый перемещений в пространстве, склеротизация покровов менее выражена..

Хищные личинки Histeridae и Hydrophilidae габитуально сходны с алеохароморфными личинками стафилинид, но

обычно они крупнее, (*Hister* spp., *Sphaeridium* spp.), с более выраженной склеротизацией покровов. Перемещаются они в субстрате также, как хищные личинки Staphylinidae, но поскольку основу их питания составляют мелкие личинки и яйца копрофильных членистоногих, клещи – малоподвижная добыча, конечности их слабо развиты, личинки развиваются в ограниченном пространстве, уровень их мобильности мы определяем как средний.

В предлагаемой ниже иерархической системе основанием для выделения отдельных рангов послужил анализ морфологических (форма тела) и экологических (время появления в субстрате, место и тип питания, место окукливания, уровень мобильности) характеристик личинок копробионтов.

1. Питающиеся и развивающиеся в помете, окукливающиеся здесь же или в верхних слоях почвы под субстратом или рядом с ним:

- *скарабеоидные*, с низким уровнем мобильности, появляются на 3-4 сутки существования помета:
 - копрофаги (*Aphodius*)
- *камподиевидные*
 - *стафилиноморфные*, с высоким уровнем мобильности, обычны в помете 4-6 дневного возраста.
 - хищные (мелкие *Philonthus*)
 - *алеохароморфные* со средним уровнем мобильности. Появляются через 4-6 дней после заселения помета имаго:
 - сапрофаги (*Oxytelus sculpturatus*, *O. rugosus*)
 - копрофаги (*Oxytelus laqueatus*., *Aploderus caelatus*, *Platystetus arenarius*)
 - хищники (*Cilea silphoides*)
 - *гистероидные* (Histeridae, Hydrophilidae), со средним уровнем мобильности, появляются через 4-5 дней после появления в помете имаго.

- хищные (*Sphaeridium bipustulatum*, *S. scarabaeoides*, *Hister sibiricus*, *Atholus bimaculatus*)
2. Питающиеся и развивающиеся в помете, заканчивающие питание и окукливающиеся вне его.
 - *камподиевидные*
 - *стафилиноморфные*, с высоким уровнем мобильности, обычны в помете 5-8 дневного возраста.
 - хищные (крупные *Philonthus*)
 3. Питающиеся и развивающиеся под субстратом в норках разной степени сложности.
 - *скарабеоидные*, уровень мобильности низкий. Появляются на 3-4 сутки.
 - копрофаги (*Geotrupes*, *Onthophagus*)
 4. Начинающие развитие в субстрате, заканчивающие в куколках других насекомых. Личинки первого возраста с высоким уровнем мобильности, появляются на 6-9 день; личинки старших возрастов с низким уровнем мобильности
 - *камподиевидные*
 - *алеохароморфные* (*Aleochara*)

Предложенную схему не следует рассматривать в качестве законченной морфо-экологической системы населяющих помет животных личинок насекомых, а лишь как пример экологического анализа в пределах конкретного сообщества. Выделяемые группировки объединяют личинок с разным набором признаков, преимущественно экологических, что позволяет судить о диапазоне экологических ниш в сообществе помета, об относительном разнообразии условий обитания в этом специфическом субстрате.

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ АЛТАЯ

GEOTRUPIDAE

GEOTRUPINAE

1. *Geotrupes baicalicus* Rtt.

Всюду.

Европейско-обский. На Алтае встречается повсеместно (кроме Чуйской степи). Облигатный копробионт. Обычен на всех типах пастбищ от предгорий до 2800 м. Встречается в конском помете, редко – в коровьем. Встречаемость весной - в начале лета 25 – 40%, в конце лета 8,3%. В одной порции субстрата может встречаться до 15 особей, обычно 1-3. Весенне-осенний.

2. *Anoplotrupes stercorosus* Scriba

Повсюду на лесных пастбищах.

Европейско-обский. Обитатель гниющих растительных остатков, обычен в грибах. Встречается в помете лошадей, реже коров на горно-лесных пастбищах. Отмечался в помете лосей, косули, фекалиях (Негробов, 2000). Весенне-осенний.

SCARABAEIDAE

SCARABAEINAE

3. *Onthophagus gibbulus* Pall.

Повсюду, обычен.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт, эврибионт, отмечен от предгорий до субальпийского пояса (2100 – 2300 м над у.м.) на всех типах пастбищ, хотя на севере ареала считается стенобионтным видом, приуроченным к открытым песчаным участкам (Bistrom et al., 1991). Один из обычных видов

Onthophagus, встречаемость в пробах 60 – 90%. Весенне-осенний.

4. *Onthophagus fracticornis* Prey.

окр. Горно-Алтайска; п. Черга; окр. п. Усть-Сема; Телецкое озеро, п. Артыбаш; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; 5 км В. С. Саввушки, Колыванское оз.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт. Населяет преимущественно мезофильные станции на разных типах пастбищ кроме сухостепных и полупустынных. На севере ареала предпочитает открытые песчаные участки (Bistrom et al., 1991), в Армении, Грузии обитает от пустынных предгорий до альпийского пояса. Нами обнаружен в помете коров, лошадей, зубра, кроме этого отмечен в экскрементах собак, ослов, овец (Джамбазишвили, 1979; Негробов, 2000). Часто встречается совместно с *O. nuchicornis*. Обычный для Алтая вид, встречаемость в пробах 18 – 35%. Весенне-осенний.

5. *Onthophagus nuchicornis* L.

Всюду.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт. Эврибионт, населяет различные типы пастбищ от горно-степных до горно-лесных от предгорий до 1000 – 1200 м над у.м. Встречается в помете коров и лошадей, отмечался также в экскрементах собак, ослов, овец (Джамбазишвили, 1979; Негробов, 2000). Обычен для Алтая, доминант среди *Onthophagus*, встречаемость в пробах 60 – 100%. Весенне-осенний.

6. *Onthophagus laticornis* Gebl.

Окр. п. Черга; окр. п. Мыюта; окр. г. Горно-Алтайск; верх. течение р. Сараса; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; окр. п. Акташ.

Даурско-монгольский. Облигатный копробионт, найден на низкорослых (до 1100 м над у.м.) пастбищах горно-лесного и горно-степного пояса. Обнаружен в помете коров и лошадей, часто встречается совместно с *O. gibbulus*, но реже. Встречаемость 25 – 60%. Июль, август.

7. *Onthophagus marginalis* Gebl.

Всюду, кроме Ю-В.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт, встречается в помете коров и лошадей на лесных, горно-степных пастбищах до 2200 м над у.м. В пределах изученного региона распространен спорадично, относительно редок. Весенне-летний.

8. *Onthophagus scabriusculus* Har.

Окр. п. Черга; окр. п. Катанда; средн. течение р. Урсул.

Восточно-палеарктический. Облигатный копробионт, обитает на низкогорных пастбищах в помете лошадей, овец. Редок, единичные экземпляры. Весенне-летний.

9. *Eoniticellus fulvus* Gz.

Окр. г. Горно-Алтайск; окр. п. Черга; Семинский хребет; средн. течение р. Урсул; 5 км В. С. Саввушки, Колыванское оз..

Древнесредиземноморский. Облигатный копробионт. Эврибионт, обитает на горно-степных, горно-лесных пастбищах, где предпочитает участки с мезофитной растительностью. Нами отмечен в помете коров, лошадей, единичная находка в помете овец. По данным других авторов может населять помет ослов, свиней, собак, фекалии человека (Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Негробов, 2000). Один из обычных видов (встречаемость – 12-20%), но немногочислен. Весенне-осенний.

AEGIALIINAE

10. *Aegialia* sp. (?*matalini*).

Ю-В Алтай, Чуйская степь, 7 км СЗ с. Орталык, р. Тыдтуярык, коровий помет; помет яка.

APHODIINAE

11. *Aphodius erraticus* L.

Всюду.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт, эврибионт, обитает на всех типах пастбищ от предгорий до высоты 2800 – 3000 м над у.м. Встречается в помете коров, лошадей, зубра, овец. Отмечался также в помете сурков, лосей, ослов, собак, фекалиях человека (Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Зинченко, 1998; Негроров, 2000). Один из обычных и массовых видов. На Алтае встречаемость 100% при средней численности 34 особи на единицу субстрата (макс. – 128 особей), доминант среди Scarabaeidae. Весенне-осенний.

12. *Aphodius subterraneus* L.

Средн. течение р. Сараса; окр. п. Катанда.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт. Эврибионт, встречается на различных типах пастбищ преимущественно низкогорной зоны, где придерживается открытых мест. Населяет помёт коров, лошадей, овец, отмечался также в помете сурка, на падали, в компостах (Зинченко, 1998; Bistrom et al., 1991). Обычен, особенно в южной части региона. Весенне-летний.

13. *Aphodius antiquus* Fald.

Ср. течение р.Урсул, окр. п.Теньге; слияние рр.Б.Яломан и Катунь; окр.п.Акташ; перевал Чикетаман, река Б.Ильгумень.

Даурско-монгольский. Облигатный копробионт. Обнаружен нами на степных и лугостепных пастбищах в конском помете. Для региона редок. Вероятно, весенне-летний вид.

14. *Aphodius fossor* L.

Повсеместно.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт. Мезофил, предпочитающий гумидные биотопы горно-лесных, лугостепных пастбищ, хотя может встречаться и на степных, альпийско-тундровых (Зинченко, 1998). Обитает от низкогорий до 2200 – 3000 м над у.м. Обычный (особенно на Алтае) вид, один из крупных представителей рода. Встречаемость в пробах – 20% при средней плотности 5 особей на единицу субстрата. Весенне-летний.

15. *Aphodius carinatus* Germ.

Всюду.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт. Мезофильный вид, нами отмечен для горно-лесных, горно-степных пастбищ от предгорий до среднегорной зоны, может подниматься выше – до субальпийки и альпийско-тундрового пояса (Яблоков-Хнозорян, 1967; Джамбазишвили, 1979; Зинченко, 1998). Обычен, встречаемость 10 – 40%. Летне-осенний.

16. *Aphodius haemorrhoidalis* L.

Повсеместно.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт. Эврибионт, обитает на различных типах пастбищ от предгорий до субальпийских лугов в помете преимущественно коров, реже лошадей, овечьем. Отмечен также в помете медведей, оленей, сурков (Джамбазишвили, 1979; Зинченко, 1998). Обычен. Весенне-осенний.

17. *Aphodius immundus* Cr.

Повсеместно.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт. Обитает на горно-степных пастбищах, может проникать и в горно-лесной пояс. Населяет преимущественно помет коров, лошадей, отмечался в помете ослов, овец, свиней, фекалиях (Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975). Обычен. Весенне-осенний.

18. *Aphodius sordidus* Fabr.

Всюду, но редок.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт, обнаружен на степных, лугостепных пастбищах, проникает в горно-лесной пояс до высот 1200 – 1600 м над у.м. Населяет помет коров, лошадей, указывался для экскрементов овец (Негробов, 2000; Bistrom et al., 1991). Относительно редок, распространен спорадично. Весенне-осенний.

19. *Aphodius scybalarius* Fabr.,

Ср. течение р.Урсул, окр. п.Теньге; Курайская котловина; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки).

Европейско-обский. Облигатный копробионт, населяет лесные и степные пастбища до 2500 м над у.м. Встречается в помете коров, лошадей. Относительно редок. Весенне-летний.

20. *Aphodius sordescens* Har.

Предалтайская равнина, окр. с. Петропавловка.

Казахстанско-монгольский. Облигатный копробионт. Ксерофил, в горы поднимается до 1600 м над у. м. (Зинченко, 1998). Встречается в помете коров. Редок.

21. *Aphodius rufipes* L.

Всюду обычен, кроме пастбищ юго-востока.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт. Эврибионтный вид, встречается на разных типах пастбищ, но предпочитает разнотравные горно-лесные до высот 2200 – 2500 м над у. м. Обнаружен в помете коров, лошадей, зубра, ранее указывался для экскрементов лося, человека (Негробов, 2000). Летне-осенний, с пиком численности в августе, когда встречаемость вида в пробах составляет 65 – 66,6%.

22. *Aphodius depressus* Kug.

Всюду, кроме юго-востока..

Транспалеаркт. Облигатный копробионт. По нашим данным обитает от горных степей до субальпики (2200 – 2500 м над у.м.), избегает сухих участков. Встречается в помете коров, лошадей, зубра. Ранее отмечался для помета сурка, фекалий (Зинченко, 1998; Негробов, 2000). Весенне-осенний.

23. *Aphodius distinctus* Mull.

Окр. г. Горно-Алтайска, Семинский хребет.

Европейско-обский. Облигатный копробионт, населяет различные типы пастбищ до 1400 – 2500 м над у.м. Встречается в помете коров, лошадей, указывался для экскрементов овец, собак, сурков, птиц (Яблоков-Хнозорян, 1967; Зинченко, 1998;

Неробов, 2000; Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975). Обычен, но не многочислен. Весенне-осенний.

24. *Aphodius transvolgensis* Sem.

Предгорья, ср. течение р. Сараса, окр. с. Пролетарка.

Европейско-обский. Облигатный копробионт, отмечен на низкогорных участках (до 800 м над у. м.), на пастбищах с луговой растительностью в помете лошадей. Для региона редок.

25. *Aphodius comma* Rtt.

Колывань; окр. п. Акташ; Курайская степь, окр. п. Курай.

Казахстанско-монгольский. Облигатный копробионт. Ксерофил, предпочитает остепненные пастбища, но может проникать и в горно-лесной пояс (до 1400 – 15000 м над у. м.). Встречается преимущественно в конском помете, реже в коровьем. Указывался для помета овец (Проценко, 1968). Редок. Весенне-летний.

26. *Aphodius grafi* Rtt.

5 км Ю. п. Кош-Агач

Даурско-монгольский. Облигатный копробионт, указан для сухостепных, полупустынных пастбищ. Данные об экологии отсутствуют.

27. *Aphodius uliginosus* Hardy

28 км Ю пос. Кош-Агач

Палеаркт. Обнаружен на сухостепных и полупустынных пастбищах Чуйской степи в конском помете.

28. *Aphodius melanostictus* W. Sch.

Всюду, кроме восточной части.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт. Эврибионтный вид, отмечен на всех типах пастбищ, кроме сухостепных, до высот 2200 м над у. м., в горы может подниматься до субальпийки (Джамбазишвили, 1979). Нами обнаружен в помете лошадей, коров, реже овец. Указывался также для экскрементов коз, собак, человека, ослов, сурков (Проценко, 1968;

Джамбазишвили, 1979; Зинченко, 1998; Негробов, 2000; Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975). Обычен, но не многочислен. Весенне-осенний.

29. *Aphodius prodromus* Brahm.

Всюду.

Европейско-обский? Облигатный копробионт. Мезофильный вид, встречается на горно-лесных, луговых, субальпийских пастбищах, реже – на лугостепных, остепненных до высоты 3500 м над у.м. Обнаружен в помете коров, лошадей, овец, указывался для экскрементов косуль, собак, человека (Негробов, 2000). Обычен, склонен к агрегациям, встречаемость 8 – 10 % при плотности до 45 особей на единицу субстрата. Весенне-осенний.

30. *Aphodius sabulicola* Thoms.

Всюду, кроме Ю-В.

Европейско-обский. Облигатный копробионт, встречается в предгорной зоне, на низкогорных горно-степных, лесных пастбищах в конском, коровьем помете, указывался для помета овец (Негробов, 2000). Относительно редок. Весенне-осенний.

31. *Aphodius mongolaltaicus* Nikolajev

28 км Ю пос. Кош-Агач.

Описан из долины р.Чуи (Алтай), встречается в Монголии (Николаев, Пунцагдулам, 1984). Облигатный копробионт, ксерофил. Нами обнаружено 2 экз. в конском помете.

32. *Aphodius rectus* Motsch.

Повсеместно, кроме Ю-В.

Восточно-азиатский. Облигатный копробионт, эврибионт. Населяет степные, лесные пастбища от предгорий до субальпийского и альпийского поясов (2200 – 2500 м над у. м.). Обнаружен в помете коров, лошадей овец, на трупe коровы, указывался для помета сурков (Зинченко, 1998). На Алтае обычен, весной в предгорьях наблюдается массовый лет. Встречаемость 64 – 86%. Весенне-осенний.

33. *Aphodius scrofa* Fabr.

Колывань

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт. Ксерофил, приурочен к степным пастбищам, но может проникать и в лесной пояс (Джамбазишвили, 1979). Населяет помет лошадей, коров, указывался для помета ослов, овец (Яблоков-Хнозорян, 1967; Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975). По нашим данным, относительно редок. Весенне-осенний.

34. *Aphodius pusillus* Hbst.

Всюду, кроме крайнего Ю-В.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт. Эврибионт, населяет разнообразные пастбища от предгорий до субальпийского пояса (2200 – 3500 м над у. м.). Обитает в помете коров, лошадей, указывался для экскрементов овец, ослов, сурков, человека (Проценко, 1968; Зинченко, 1998; Негроров, 2000). Обычен, но не многочислен - встречаемость 12 - 40% при плотности 2 – 8 особей на единицу субстрата. Весенне-летний.

35. *Aphodius fimetarius* L.

Всюду, кроме крайнего Ю-В.

Западно-палеарктический. Облигатный копробионт. Эврибионт, населяет все типы пастбищ, кроме полупустынных от предгорных равнин до 2200 – 3500 м над у. м. встречается в конском, коровьем помете, реже в экскрементах овец, найден в помете зубра. Указывался для экскрементов волостей, собак, человека, медведей, оленей, сурков (Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Зинченко, 1998; Негроров, 2000; Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975; Bistrom et al., 1991). Обычен, но не многочислен (встречаемость 64 – 78% при плотности 3 - 12 особей на единицу субстрата). Весенне-осенний.

36. *Aphodius foentes* F.

Повсеместно, кроме крайнего Ю-В.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт, населяет пастбища от горных степей до субальпийского пояса (2200 –

2500 м над у. м.). Обитает в помете коров, лошадей, овец, сурков. Встречаемость 12 – 30%, плотность 2 – 5 особей на единицу субстрата. Весенне-осенний.

37. *Aphodius ater* Deg.

Повсеместно, кроме крайнего Ю-В, но и там обитание вида вероятно, т.к. указывался для Монголии (Balthasar, 1964).

Европейско-сибирский. Вероятно, облигатный копробионт, попадает в норы сусликов (Николаев, 1987). Населяет разные типы пастбищ – от степных до горно-лесных (до 2000 м над у. м.). Найден в помете коров, лошадей, овец. Относительно редок. Весенне-летний.

38. *Aphodius vittatus* Say.

Всюду, включая крайний Ю-В.

Голаркт. Облигатный копробионт. Эврибионт, населяет пастбища от предгорий до альпийско-тундрового пояса (2800 – 3500 м над у. м.). Предпочитает помет коров, обнаружен также в помете лошадей, указывался для помета овец (Проценко, 1968). Обычен, встречаемость 26 – 50%, плотность – 2-8 особей на единицу субстрата. Весенне-летний.

39. *Aphodius plagiatus* L.

окр. п. Кош-Агач.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт, найден на степных пастбищах. Населяет помет коров, встречается в скоплениях гниющих веществ (Негробов, 2000; Bistrom et al., 1991). Редок. Летний.

40. *Aphodius varians* Duft.

р. Сараса, окр. п. Пролетарка.

Древнесредиземноморский. Облигатный копробионт. Встречается в помете и навозе коров, лошадей, ослов, овец, обнаружен на тухлой рыбе (Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Зинченко, 1998; Негробов, 2000; Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975). Распространен спорадично, местами обычен. Весенне-летний.

41. *Aphodius granarius* L.

р. Сараса, окр. п. Пролетарка.

Транспалеаркт. Эврибионт, населяет пастбища от предгорных степей до лесов, горной тундры (2200 - 2500 м над у. м.). Нами обнаружен в помете коров, лошадей, указывался для экскрементов овец, свиней и др. домашних животных, сурков (Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Зинченко, 1998; Негротов, 2000; Breymeyer, Zacharieva-Stoilova, 1975).

STAPHYLINIDAE

OMALIINAE

42. *Phloeonomus lapponicus* Zett.

Семинский хребет, окр. п. Черга, помет зубра.

Голаркт. Обнаружен в мезофильных стациях.

43. *Deliphrum tectum* Payk..

Семинский хребет, окр. п. Черга.

Европейско-сибирский. Предпочитает мезофильные стации.

Редок.

44. *Olophrum* sp.

Река Кокса, окр. п. Красноярка, конский помет.

PROTEININAE

45. *Megarthus affinis* Mill.

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок.

Палеаркт.

46. *Megarthus denticollis* Beck.

Окр. г. Горно-Алтайск; окр. п. Черга; р. Сараса, окр. п. Пролетарка.

Палеаркт. Широко распространен на Алтае, на пастбищах других обследованных хребтов не обнаружен. На горно-лесных пастбищах, с умеренным режимом выпаса, преимущественно в помете лошадей, реже коров. Обычен.

47. *Megarthus depressus* Payk.

Окр. п. Черга, р.Сема, окр. п. Мыюта.

Палеаркт. Широко распространен на Алтае, экологически сходен с *M. denticollis*, встречаются в пробах совместно.. Обычен в пробах.

48. *Megarthus hemipterus* Ill.

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок
Транспалеаркт.

OXYTELINAE

49. *Aploderus caelatus* Grav.

Семинский хребет, окр. п. Черга.

Транспалеаркт. Южнее не обнаружен. Севернее указывался для горных пастбищ Западной Сибири (Бабенко, 1991). Обнаружен в коровьем и конском помете на горно-лесном пастбище, где в пробах был обычен, но малочислен.

50. *Oxytelus laqueatus* Marsh.

Алтай: повсеместно.

Палеаркт. Облигатный копробионт. Обитает на горно-степных, горно-лесных пастбищах от предгорий до 1500-1700 м над у.м. Встречается в помете коров и лошадей, отмечен и в помете северных оленей (Lipkow, 1992). Обычен, его встречаемость в пробах достигала 26,0%.

51. *Oxytelus piceus* L.

Алтай: всюду.

Палеаркт. Облигатный копробионт, отмечен на большинстве пастбищ – от сухо-степных до горно-лесных, луговых до высот 2200 м над у.м. Предпочитает свежий коровий помет, реже встречается в свежем конском помете, отмечен и в овечьем (Кашеев, 1995 а). Обычен, встречаемость его составляла до 60% (Ц. Алтай, окр. п. Черга). Несмотря на постоянное присутствие в помете, немногочислен, плотность от 12 до 47 особей на единицу субстрата в зависимости от его объема.

52. *Oxytelus sculptus* Grav

Семинский хребет, окр. п. Черга.

Палеаркт. Отмечался как обычный в помете животных, копрофаг (Кашеев, 1989; Hanski, Koskela, 1979).

53. *Oxytelus altaicus* Kastch.

Семинский хребет, окр. п. Черга; слияние рр. Б. Яломан и Катунь).

Недавно описанный вид из Южного Алтая, условный эндемик Горного Алтая, встречающийся на пастбищах лесной зоны от 800 до 2200 м над у.м. Вероятно, облигатный копробионт, отмечен в помете лошадей и коров.

54. *Anotylus rugosus* F.

Семинский хребет, окр. п. Черга; нижнее течение р. Лебедь, окр. п. Турочак.

Голаркт. Встречается в помете часто (Кашеев, 1989; Бабенко, 1991; Hanski, Koskela, 1979). По нашим данным предпочитает мезофильные станции, где встречается в коровьем помете. Редок.

55. *Anotylus fairmairei* Pand.

Обнаружен 1 экз. в коровьем помете в окр. п. Черга, Семинский хребет.

Европейско-среднеазиатский. Встречается в помете лошадей, коров, отмечен также в овечьем, верблюжьем помете, собачьих и человеческих экскрементах (Кашеев, 1995а).

56. *Anotylus sculpturatus* Grav.

Семинский хребет, окр. п. Черга, р.Сема, окр. п. Мьюта.

Палеаркт. Обнаружен на горно-лесных пастбищах в коровьем и конском помете. Указывался ранее как вид, обычный для "навоза", где встречаются личинки и имаго (Потоцкая. 1967; Кашеев 1989; Бабенко, 1985; 1991). По нашим данным, редок.

57. *Anotylus nitidulus* Grav.

Всюду.

Голаркт. Эврибионт, обитает на большинстве обследованных пастбищ, где предпочитает участки с густой травянистой растительностью, на высотах до 2200 м над у.м. в помете разнообразных домашних животных, встречается также в экскрементах собак и человека (Кашеев, 1995а). Облигатный копробионт, многочислен в навозе крупных животных в других регионах (Бабенко, 1985; 1991; Кашеев, 1989; Hanski, Koskela, 1979). Один из массовых видов, индекс доминирования среди других стафилинид составляет от 9,3 до 24,6%, встречаемость 78,3 - 100%.

58. *Anotylus tetracarínatus* Block.

Семинский хребет.

Голаркт. Встречается в помете коров и лошадей на горно-лесных пастбищах до 1500 м над у.м. Облигатный копробионт, личинки и имаго населяют помёт разных видов домашних животных (Потоцкая, 1967; Бабенко, 1985; 1991; Hanski, Koskela, 1979). В помете присутствует с первого дня его существования и до 8 – 10 суток.

59. *Anotylus affinis* Czw.

Семинский хребет, окр. п. Черга.

Средиземноморский (?). Все находки приурочены к пастбищам горно-лесного пояса. В помете коров, по нашим данным – редок.

60. *Anotylus hamatus* Fairm.

Семинский хребет: окр. п. Черга, окр. п. Мьюта; р. Сараса, окр. п. Пролетарка; зап. отроги Теректинского хребта, окр. п. Ябоган. Европейско-среднеазиатский. Облигатный копробионт, может встречаться и на падали, куда, очевидно, привлекается содержимым кишечника мертвого животного. Эврибионт, обитает на большинстве обследованных пастбищ в помете разнообразных домашних животных от предгорий до 3200 м над у.м. В Горном Алтае относительно редок, встречается единичными экземплярами.

61. *Anotylus complanatus* Er.

Алтай: С-3 (Семинский хребет).

Космополит. Находки приурочены к горно-лесному поясу. В помете коров и лошадей. Редок, встречается единичными экземплярами.

62. *Anotylus latiusculus* Kr.

Семинский хребет, повсеместно.

Транспалеаркт. Степень связи с субстратом определить достаточно сложно из-за недостатка данных, вероятно, факультативный копробионт. Редок.

63. *Platystethus arenarius* Four.

Окр. г. Горно-Алтайск; средн. течение р. Урсул, п. Теньга; окр. п. Акташ; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Палеаркт. Встречается в экскрементах различных животных (Потоцкая, 1967; Бабенко, 1982; 1991; Hanski, Koskela, 1979), южнее Горного Алтая не обнаружен. Облигатный копробионт, встречается на большинстве обследованных пастбищ до высоты 2500 м над у.м., избегая сухих стадий. В помете коров, лошадей, зубра. Один из массовых видов копрофильных оксителин в регионе.

64. *Platystethus cornutus* Grav.

Окр. п. Черга, окр. п. Акташ.

Палеаркт. Облигатный копробионт, экологически сходен с *P.arenarius*, с которым часто попадаетея совместно. Более редок, чем предыдущий вид.

65. *Platystethus capito* Heer

окр. п. Кош-Агач, ~ 10 км на С п. Теленгит, конский помет.

Транспалеаркт.

STENINAE

66. *Stenus excubitor* Er.

Окр. п. Усть-Кан, р. Чарыш.

Европейско-обский. Найден в конском помете 3-4-х суточного возраста.

67. *Stenus biguttatus* L.

Нижн. теч. р. Лебедь, окр. п. Турочак.

Голаркт. Найден на пастбище у берега реки в конском помете.

68. *Stenus* sp.

Телецкое озеро, р. Юрток

Найден в коровьем помете 5-6-ти суточного возраста.

TACHYPORINAE

69. *Ischnosoma splendidum* Grav.

Подножия северного склона Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Голаркт.

70. *Lorditon lunulatus* L.

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок, старый коровий помет.

Европейско-сибирский.

71. *Lorditon thoracicus* F. (= *pygmaeus* F.)

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок, старый коровий помет.

Палеаркт.

72. *Sepedophilus pedicularius* Grav.

Предалтайская равнина.

Палеаркт. Обнаружен в старом коровьем помете.

73. *Sepedophilus bipustulatus* Grav.

Река Мульта, пос. Маральник.

Палеаркт. Обнаружен в старом конском помете.

74. *Sepedophilus testaceus* F

Река Кокса, окр. п. Красноярка; р. Мульта, ~15км выше п. Мульта; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок.

Палеаркт. В старом конском помете.

75. *Tachyporus nitidulus* F.

Телецкое озеро, р. Юрток, конский помет; северный склон Колыванского хребта, оз. Колыванское, ~2 км от дер. Саввушка, коровий помет.

Космополит. В качестве копробионта указывался В.А. Кащеевым (1999) для гор Юго-Западного Алтая, без указания точки сбора.

76. *Tachyporus abdominalis* F.

Река Чарыш, окрестности пос. Усть-Кан, конский помет; Чуйская степь, р. Чуя у места впадения р. Туярык; ~20 км 3 от пос. Кош-Агач.

Голаркт. Кроме помета в регионе обнаружен в грибах, на луговой растительности. Ранее для помета не указывался.

77. *Tachyporus chrysomelinus* L.

Телецкое озеро, окр. пос. Артыбаш, конский помет; окр. пос. Барлак, 7 км от пос. Черга по Чуйскому тракту, конский помет; Чуйская степь, р. Чуя у места впадения р. Туярык; ~20 км 3 от пос. Кош-Агач, коровий помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет.

Палеаркт. Для Западной Сибири отмечался как копрофил, встречающийся в коровьем помете (Бабенко, 1991). Обычный вид, кроме помета обнаружен в подстилке, под камнями.

78. *Tachyporus obtusus* L.

Телецкое озеро, окр. пос. Артыбаш, коровий помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет. Палеаркт. В Кузнецком Алатау обычен в коровьем навозе (Бабенко, 1991). Нами собирався также на луговой растительности.

79. *Tachyporus pulchellus* Mannerheim

Чуйская степь, р. Чуя у места впадения р. Туярык; ~15 км от 3 пос. Кош-Агач, конский помет.

Транспалеаркт. Ранее для помета не указывался. Редок, обнаружен также в подстилке смешанного леса.

80. *Tachyporus pusillus* Grav. (= *macropterus* Stephens)

Чуйская степь, р. Чуя у места впадения р. Туярык; ~20 км З от пос. Кош-Агач), конский, коровий помет. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чикетаман, коровий помет.

Палеаркт. Встречается в коровьем помете на севере Финляндии (Hanski, Koskela, 1979). Эврибионтный вид, обычен в подстилке, под камнями, на травянистой растительности.

81. *Tachyporus solutus* Erich.

Телецкое озеро, слияние рр. Юрток и Бия, коровий помет.

Палеаркт. Ранее для помета не указывался.

82. *Tachinus basalis* Erich.

Окр. пос. Черга, помет зубра.

Голаркт. Случайный копробионт, ранее как обитатель помета указывался для Северной Америки (Sikes, 1994).

83. *Tachinus corticinus* Grav. (= *collaris* Grav.)

Окр. пос. Черга, конский помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, конский помет; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Голаркт. Ранее для помета не указывался.

84. *Tachinus elongatus* Gyll.

Река Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, коровий, конский помет; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь.

Голаркт. Как копробионт приводился для Юго-Западного Алтая В. Кашеевым (1999).

85. *Tachinus fimetarius* Grav.

Окр. пос. Черга, конский помет, 1 экз.

Западнопалеарктический. Указывался В. Кашеевым как копробионтный вид (1995; 1999).

86. *Tachinus laticollis* Grav.

Окр.. пос. Черга,, коровий помет; р. Кокса, окр. пос. Красноярка, коровий, конский помет; Телецкое озеро, слияние рр. Юрток и Бия, коровий помет; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь, коровий, конский помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, коровий помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок.
Палеаркт. Часто встречается в помете домашних животных (Кашеев, 1999; Псарев и др., 1999; Hanski, Koskela, 1979).

87. *Tachinus lignorum* L.

Река Сараса, окр. пос. Пролетарка, конский помет; Телецкое озеро, слияние рр. Юрток и Бия, коровий помет; отроги Северо-Чуйского хребта, кордон "Перевал", дорога на Ак-Тру, конский помет; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь, коровий помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, коровий, конский помет; окр. п. Катанда, берег Катунь, коровий помет.
Западнопалеарктический. Указывался как копробиотный вид для Юго-Западного Алтая (Кашеев, 1999).

88. *Tachinus marginatus* F..

Окр. пос. Черга,, помет зубра; р. Сараса, окр. пос. Пролетарка, коровий помет; нижнее течение р. Сема, ~ 7км от места слияния с р. Катунь, конский помет; р. Мульта, ~15 км выше пос. Мульта, коровий помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет.
Палеаркт. Указывался как копробиотный вид для Юго-Западного Алтая (Кашеев, 1999). Встречается на небольших горно-лесных пастбищах в 3-5-ти суточном помете.

89. *Tachinus marginellus* F.

Окр. пос. Черга, конский помет; Телецкое озеро, слияние рр. Юрток и Бия, коровий помет; 7 км Ю от пос. Черга по Чуйскому тракту, окр. пос. Барлак; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь, конский помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, коровий, коровий помет.

Палеаркт. Указывался для помета животных (Бабенко, 1985; Hanski, Koskela, 1979). Встречается вместе с предыдущим видом.

90. *Tachinus pallipes* Grav.

Среднее. течение р. Кокса, окр. пос. Красноярка, конский помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет; отроги Северо-Чуйского хребта, кордон "Перевал", дорога на ледник Ак-Тру, конский помет; нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь, коровий помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, коровий, конский помет; Колыванский хребет, оз. Колыванское, конский помет.

Голаркт. Вид, часто попадающийся в помете животных (Кашеев, 19991; Псарев и др., 1999).

91. *Tachinus proximus* Kraatz (=humeralis Mulsant et Rey).

Река Кокса, окр. пос. Красноярка, конский помет.

Европейско-сибирский. Редок, случайный копробионт (Кашеев, 19991; Псарев и др., 1999).

92. *Tachinus rufipes* L. (=signatus Gravenhorst)

Окр. пос. Черга, помет зубра; р. Сараса, окр. пос. Пролетарка, березовый лес, конский помет; оз. Телецкое, слияние рр. Юрток и Бия, коровий помет; р. Кокса, окр. пос. Красноярка, конский, коровий помет; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь, коровий помет; отроги Северо-Чуйского хребта, кордон "Перевал", дорога на Ак-Тру, конский помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, коровий, конский помет; Колыванский хребет, оз. Колыванское, ~5 км от дер. Саввушка, конский помет; отроги Тигерцецкого хребта, окр. С. Новоалейское, р. Боровлянка, конский помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет.

Голаркт. Копрофил, постоянно встречающийся в помете разных видов животных (Бабенко, 1985; Кашеев, 19991; Псарев и др., 1999; Hanski, Koskela, 1979 и др.). Встречается на пастбищах от предгорий до 2500 м над у.м.

93. *Tachinus rufitarsis* Hochh.

Река Сараса, окр. пос. Пролетарка, березовый лес, конский помет; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь конский помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, конский помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет; Колыванский хребет, оз. Колыванское, ~5 км от дер. Саввушка, конский помет.

Палеаркт. Указывается для помета впервые.

94. *Tachinus scapularis* Steph.

Чуйская степь, р. Чуя у места впадения р. Туярык; ~20 км 3 пос. Кош-Агач), конский помет, помет яка; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь, коровий помет; нижн. течение р. Кокса, ~ 5 км до перевала Громотуха, конский помет.

Транспалеаркт. По нашим данным встречается в подстилке, в муравейниках. Для помета приводится впервые.

95. *Tachinus subterraneus* L.

Река Сараса, окр. пос. Пролетарка, конский помет; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чике-Таман, конский помет.

Голаркт. Обнаружен в помете на опушках леса. Ранее для помета не указывался.

96. *Cilea silphoides* L.

Семинский хребет, окр. п. Черга; окр. г. Горно-Алтайск; средн. течение р. Урсул, п. Теньга; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; окр. п. Акташ.

Космополит. Обитает от предгорных равнин до пастбищ горно-лесного пояса до высоты 1000 м над у. м. Встречается почти исключительно в конском помете, редко – в 3-5-ти суточном коровьем, найден также в помете зубра. Обычен, встречаемость в пробах составляла до 8,2% (окр. п. Черга). Немногочислен, максимальная численность на единицу субстрата была 5 особей.

ALEOCHARINAE

97. *Falagria splendens* Kr.

Окр. п. Черга.

Европейско-средиземноморский. Герпетобионт, обнаружен на лесной поляне в коровьем помете.

98. *Amisha soror* Kr.

Семинский хребет, окр. п. Черга

Европейско-средиземноморский. Стратобионт. Обнаружен в коровьем и конском помете, обычен в окружающих биотопах.

99. *Atheta cribripennis* J. Shalb.

Семинский хребет, окр. п. Черга

Европейско-сибирский. Вероятно, факультативный копробионт, встречающийся в помете животных (Hanski, Koskela, 1979). Нами обнаружен на горно-лесном пастбище в помете коров, зубра.

100. *Atheta sordidula* Er.

Семинский хребет, окр. п. Черга; окр. п. Акташ.

Европейско-сибирский. Возможно, облигатный копробионт, часто встречается в помете животных (Hanski, Koskela, 1979). На Алтае, по нашим данным, населяет горно-лесные пастбища на высотах до 1000 м, встречается в помете коров и лошадей.

101. *Atheta exiqua* Er.

Семинский хребет; средн. течение р. Урсул, п. Теньга.

Европейско-сибирский. Обнаружен на небольших горно-лесных пастбищах с незначительным выпасом в помете коров. Редок.

102. *Atheta fungi* Grav.

Семинский хребет, окр. п. Черга. окр. п. Мыюта, окр. пос. Барлак; р. Сараса, окр. п. Пролетарка; Телецкое озеро, окр. пос. Артыбаш; Река Кокса, окр. п. Красноярка.

Транскавказ. Часто встречается в помете на горно-лесных пастбищах. По данным В. Кашеева (1995б), доминирование *A. fungi* по отношению к другим стафилинидам в помете в отдельных случаях может достигать до 12,8 %. Нами обнаружен в помете лошадей, коров указывался также для помета верблюдов (Кашеев, 1995б).

103. *Tinotus morion* Grav.

Семинский хребет; средн. течение р. Урсул, п. Теньга; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; окр. п. Акташ.

Голаркт. Отмечен в помете коров и лошадей, обычен и на падали, не многочислен.

104. *Nehemitropia lividipennis* Mannerh. (= *sordida* Grav.)

Окр. п. Черга; окр. п. Мыюта; окр. п. Акташ; окр. п. Кош-Агач. северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), конский и коровий помет.

Космополит. Облигатный копробионт, предпочитает помет коров, но встречается и в помете лошадей. Обычен.

105. *Drusilla canaliculata* Fabr.

северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Палеаркт.

106. *Aleochara puberula* Klug.

Окр. п. Черга.

Космополит. Встречается в помете коров (Geetha, Sankaran, 1977), нами обнаружен в помете зубра. Редок.

107. *Aleochara haemoptera* Kraatz (= *ripicola* Muls.&Rey)

северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), конский помет.

Палеаркт.

108. *Aleochara curtula* Goeze

Семинский хребет; зап. отроги Теректинского хребта, окр. п. Ябоган, ур. Чакыр; окр. п. Акташ; отроги Тигерецкого хребта.

Космополит. Встречается преимущественно на падали, в коровьем помете (Бабенко, 1991). Широко распространен в регионе, но по численности и встречаемости в помете уступает другим видам *Aleochara*. Отмечен на большинстве пастбищ до

высоты 2200 м над у.м., может встречаться и выше (Сычевская, 1972).

109. *Aleochara intricata* Mnnh.

Алтай: всюду.

Палеаркт. Факультативный копробионт, встречающийся кроме помета, на падали, в компостах. Обнаружен на большинстве пастбищ от предгорий до вершин. В местах интенсивного выпаса скота встречаемость высокая, на небольших пастбищах ниже (слияние рр. Катунь и Б. Яломан – 25,0%, окр. п. Черга – 10,0%).

110. *Aleochara milleri* Kr.

Семинский хребет; средн. течение р. Урсул, п. Теньга; Телецкое озеро.

Палеаркт. Факультативный копробионт, встречается на падали. Обитает на большинстве обследованных пастбищ, до высот свыше 3000 м над у.м. Встречается в помете коров, лошадей, обнаружен и в помете верблюда (Кащеев, 1995а). По нашим данным, относительно редок, хотя В. Кащеев (1995а) приводит для Заилийского и Кунгей Алатау встречаемость вида 27,3% при плотности 12,7 особей на дм³.

111. *Aleochara bilineata* Gyll.

Семинский хребет, окр. п. Черга; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; окр. п. Кош-Агач. северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Голаркт. Факультативный копробионт, личинки которого паразитируют на многих представителях круглошовных Diptera. Встречается в коровьем и конском помете.

112. *Aleochara bipustulata* L.

Всюду.

Голаркт. Факультативный копробионт, населяющий все из обследованных типов пастбищ, но более многочислен в низкогорной зоне. Встречается в помете коров, овец, лошадей, зубра, указывался также для экскрементов собаки, верблюда,

человека (Сычевская, 1972; Кашеев, 1995а). По нашим данным, вид, доминирующий в регионе среди *Aleochara*. Встречаемость в разных точках неодинакова, и также, как для *A. intricata* зависит от интенсивности выпаса. Доминирование по отношению к другим стафилинидам – 0,9 - 4,6%.

113. *Aleochara tristis* Grav.

Горно-Алтайск, окр. п. Черга; слияние рр. Б. Яломан и Катунь, Телецкое озеро.

Палеаркт. Факультативный копробионт, встречается в помете коров и лошадей. Один из обычных паразитоидов мух-саркофагид (Сычевская, 1972). По нашим данным в регионе относительно редок.

114. *Aleochara laevigata* Gyll.

Окр. пос. Черга.

Палеаркт. Обнаружен на горно-лесном пастбище в помете коров. Редок.

115. *Aleochara inconspiqua* Aube.

Окр. пос. Черга.

Европа, Кавказ. Факультативный копробионт, обнаружен на пастбищах горно-лесного пояса в конском помете.

116. *Aleochara lepidoptera* Bernhauer, 1901

Семинский хребет: окр. с. Пролетарка, коровий, конский помет. Распространение: Кавказ, Иран, Монголия.

117. *Aleochara* sp.

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок, старый коровий помет.

PAEDERINAE

118. *Medon melanocephalus* F.

Горно-Алтайск, окр. п. Черга.

Европейско-средиземноморский. Случайный копробионт, обычен в подстилке. Обнаружен в помете зубра, коров.

119. *Rugilus geniculatus* Er.

Семинский хребет; Чергинский хребет; южные отроги Ануйского хребта; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Западная Палеарктика. Обычный в окружающих биотопах. Стратобионт, попадает на падали.

120. *Lathrobium brunnipes* Fabr.

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок. Европейско-сибирский.

121. *Lathrobium* sp.

Ануйский хребет, р. Ануй, окр. п. Черный Ануй (Денисова пещера).

122. *Achenium humile* (Nicolai, 1822)

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок. Европейско-сибирский.

123. *Achenium* sp.1

Телецкое озеро, р. Юрток.

Случайный копробионт, стратобионт, найден в коровьем помете.

124. *Achenium* sp.2

Река Сема, ~5 км на Ю-В от п. Шебалино.

Случайный копробионт, стратобионт, найден в коровьем помете.

125. *Achenium* sp.3

Ануйский хребет, р. Ануй, окр. п. Черный Ануй (Денисова пещера).

Случайный копробионт, стратобионт, найден в коровьем помете.

STAPHYLININAE

126. *Leptacinus formicetorum* Maer.

Семинский хребет, окр. п. Черга; зап. отроги Теректинского хребта, окр. п. Ябоган; средн. течение р. Урсул, п. Теньга; окр. п. Акташ.

Транспалеаркт.

Один из обычных представителей рода, часто встречающийся в помете. Вероятно, факультативный копробионт. Обитает на всех обследованных типах пастбищ, где придерживается мезофильных стаций. Встречаемость до 10,0%.

127. *Leptacinus batychrus* Gyll.

Река Сараса, окр. п. Пролетарка; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Космополит. Стратобионт, найден в старом коровьем помете.

128. *Leptacinus linearis* Grav.

Среднее течение р. Урсул, окр. п. Теньга.

Космополит. Стратобионт, случайный копробионт, найден в старом коровьем помете.

129. *Xantholinus fracticornis* Muell.

Окр. п. Черга; верховья р. Сараса.

Транспалеаркт. Часто встречается в экскрементах различных домашних животных.

130. *Xantholinus punctulatus* Payk.

Окр. пос. Черга.

Космополит. Встречается в помете коров, лошадей, указан для экскрементов верблюда (Кашеев, 1995а).

131. *Xantholinus linearis* Oliv.

Река Сема, ~5 км на Ю-В от п. Шебалино; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок.

Космополит. Стратобионт, случайный копробионт, найден в старом коровьем помете.

132. *Xantholinus* sp.

северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помёт.

133. *Philonthus splendens* F.

Всюду.

Палеаркт. Обычный в помете домашних животных (Потоцкая, 1963; Чильдебаев, 1990; Бабенко, 1991; Кащеев, 1999; Hanski, Koskela, 1979). Обитает преимущественно в горно-лесном поясе, где встречаемость в помете коров, лошадей достигает 100%, плотность 8 – 10 особей на единицу субстрата. Обычен.

134. *Philonthus nitidus* F.

Всюду.

Европейско-сибирский. Часто встречается в помете домашних животных (Потоцкая, 1967; Корж и др, 1983; Бабенко, 1991; Кащеев, 1999; Hanski, Koskela, 1979; Calver et. al, 1986). Предпочитает низкорослые пастбища, где встречается в помете коров, лошадей. Встречаемость в пробах 68,4% при средней плотности 4 – 6 особей на единицу субстрата. Обычен.

135. *Philonthus politus* L.

Всюду, кроме крайнего юго-востока.

Космополит. Эврибионтный вид, отмечен на большинстве обследованных пастбищ. Часто встречается в помете различных домашних животных, на падали, в подстилке. Обычен, но в помете не многочислен.

136. *Philonthus addendus* Sharp.

Окр. п. Черга; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; Телецкое озеро; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки); отроги Колыванского хребта, Колыванский борок/.

Транспалеаркт. Кopro-некробионт, встречается в помете коров, лошадей. Относительно редок.

137. *Philonthus carbonarius* Gyll.

Телецкое озеро, окр. п. Артыбаш; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок.

Космополит. Случайный копробионт.

138. *Philonthus rotundicolis* Men.

Река Сема, ~5 км на Ю-В от П. Шебалино; окр. п. Барлак, ~7 км от п. Черга; р. Кокса, окр. п. Красноярка; р. Чарыш, мост за п. Усть-Кан; р. Б. Ильгумень, спуск с пер. Чикетаман; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Палеаркт. Кроме помета отмечен на падали, в подстилке. Относительно редок.

139. *Philonthus cyanipennis* F.

Окр. г. Г-Алтайск, сосновый лес, конский, 1 экз.

Палеаркт. Встречается в навозе (Киршенблат, 1965; Кашеев, 1999). Обнаружен в старом коровьем помете.

140. *Philonthus decorus* Grav.

Телецкое озеро, слияние рр. Юрток и Бия; р. Лебедь, окр. п. Турочак; р. Сема, окр. п. Барлак, ~7 км от п. Черга.

Европейско-сибирский. Обычный стратобионт. Несколько экз. обнаружено в коровьем помете.

141. *Philonthus rectangulus* Sharp.

Всюду, кроме Ю-В.

Голаркт. Копро-некробионт, обитает на всех типах обследованных пастбищ - от предгорных равнин до высот 2500 м над у.м. Один из массовых видов копрофильных стафилинид, обнаружен в помете коров, лошадей. Встречаемость до 40% (окр. п. Мынута).

142. *Philonthus setosus* Sahlb (= *ebeninus* Grav).

Река Кокса, окр. п. Красноярка; р. Юстик, приток р. Кокса; Чуйский тракт, нижн. течение р. Б. Яломан, ~3 км от места слияния с р. Катунь; северный склон Колыванского хребта,

окрестности оз. Колыванское (Саввушки); отроги Колыванского хребта, Колыванский борок
Палеаркт. Найден на пастбищах горно-лесной зоны.

143. *Philonthus dimidiatus* Sahlb.

Всюду.

Транспалеаркт. Обитает на всех типах пастбищ, на сухих предпочитает увлажненные станции, у водопоев. Населяет помёт различных домашних животных, экскременты человека.

144. *Philonthus sanquinolentus* Grav.

Всюду.

Транспалеаркт. Кроме помёта обычен и на падали. Более широко представлен на пастбищах низкогорной и среднегорной зон. Обнаружен в помёте коров и лошадей. Обычен, встречаемость до 12% (Семинский хребет). Немногочислен, плотность 8 – 12 особей на единицу субстрата.

145. *Philonthus fuscipennis* Mnnh.

Окр. Телецкого озера; р. Лебедь, окр. п. Турочак.

Голаркт. Кopro-некробионт, обнаружен в помёте лошадей на горно-лесных пастбищах.

146. *Philonthus varius* Gyll.

Всюду.

Палеаркт. Часто встречается в помёте (Потоцкая, 1965; Тихомирова, 1963), на падали. Нами обнаружен на низкогорных пастбищах и пастбищах горных котловин в помёте коров и лошадей. Относительно редок (встречаемость около 1 – 2 %).

147. *Philonthus lepidus* Grav.

Семинский хребет; верх. р. Сараса; р. Б. Ильгумень.

Транспалеаркт. Обнаружен в помёте коров, лошадей, зубра. Немногочислен.

148. *Philonthus longicornis* Steph.

Окр. г. Горно-Алтайск.

Голаркт. Постоянно встречается в помете животных в разных регионах мира (Calver et al, 1986 и др.).

149. *Philonthus parvicornis* Grav. (=agilis Grav.).

Всюду.

Палеаркт. Копрофил, распространен на всех типах пастбищ, вплоть до сухостепных и полупустынных (Алтай: Курайская степь; Чуйская степь). Обнаружен в помете различных животных, реже попадает на падали. Один из массовых видов копрофильных стафилинид – встречаемость до 90 – 100% (Семинский хребет) при средней плотности 22 – 28 (максимально 53) особей на единицу субстрата.

150. *Philonthus cruentatus* Gmel.

Всюду.

Транспалеаркт. Хотя обычен и на падали, в помете встречается чаще). Распространен на всех типах пастбищ. Обнаружен в помете различных животных. Один из доминирующих видов копрофильных стафилинид – встречаемость почти повсюду около 100% при средней плотности 28,6 (максимально 89) особей на единицу субстрата.

151. *Philonthus varians* Payk.

Всюду.

Голаркт. Обнаружен в помете коров и лошадей, встречаемость до 43%.

152. *Philonthus albipes* Grav.

Всюду, кроме крайнего юго-запада.

Палеаркт. Отмечен на всех типах пастбищ, обнаружен в помете разных домашних животных. Встречаемость местами до 30,6% (С-З, Ю-З Алтай).

153. *Philonthus nigrita* Grav.

Окр. п. Черга; Телецкое озеро, р. Юрток).

Западнопалеарктический. Обнаружен в коровьем и конском помете на горно-лесных пастбищах.

154. *Philonthus longicollis* Bernh

Отроги Колыванского хребта, Колыванский борок.
Европейско-сибирский.

155. *Philonthus puella* Nordm.

Окр. Телецкого озера; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок
Европейско-сибирский. Вероятно, факультативный копробионт (Hanski, Koskela, 1979).

156. *Philonthus binotatus* Grav. var. *hanseni* Palm

Телецкое озеро, окр. п. Артыбаш; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.
Транспалеаркт. Обнаружен в коровьем и конском помете на горно-лесном пастбище.

157. *Philonthus atratus* Grav.

северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.
Голаркт.

158. *Philonthus corvinus* Eg.

Телецкое озеро, р. Юрток.
Европейско-сибирский. Ранее указывался как копробионтный вид для Юго-западного Алтая (Кащеев, 1999).

159. *Philonthus fimetarius* Grav.

Окр. г. Горно-Алтайска, п. Майма; окр.п. Черга; Онгудай; отроги Северо-Чуйского хребта; р. Б. Ильгумень; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок.
Транспалеаркт. Найден в помете коров, лошадей. Указывался для помета лошадей, овец, экскрементов человека (Кащеев, 1995а). Редок.

160. *Philonthus ventralis* Grav.

Окр. п. Черга.

Космополит. Найден в помете зубра.

161. *Philonthus quisquiliarius* Gyll.

Окр. п. Черга; Телецкое озеро, окр. п. Артыбаш⁴ северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Космополит. Личинки и имаго часто отмечались в животноводческих помещениях, в коровьем помете на пастбищах (Медведев и др., 1980; Бабенко, 1982; 1991). Нами обнаружен в помете коров на низкогорных пастбищах (660 – 800 м над у.м.) на участках с лугостепной растительностью.

162. *Philonthus punctus* Grav.

Окр. г. Горно-Алтайска; окр. п. Майма; Семинский хребет.

Палеаркт. Степень связи с субстратом установить трудно из-за недостатка данных. Вероятно, случайный копробионт. Нами обнаружены единичные экземпляры в низкогорной зоне в помете коров. Редок.

163. *Philonthus spinipes* Sharp.

Окр. г. Горно-Алтайск; окр. п. Черга; окр. п. Мыюта; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; средн. течение р. Урсул; окр. п. Акташ; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки).

Обитает в Юго-Восточной Европе, на Кавказе, Дальнем Востоке, в Китае и Японии. По нашим данным, населяет низкогорные пастбища лесного и степного пояса, встречается в помете коров и лошадей. На С-З, в Ц Алтае встречаемость 10 - 20% при средней плотности 4 – 6 особей на единицу субстрата, южнее редок.

164. *Philonthus succicola* Thoms. (= *nigritus* Runde)

Северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Палеаркт.

165. *Philonthus umbratilis* Grav.

Северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помёт.
Голаркт.

166. *Philonthus micans* Grav.

Среднее течение р. Б. Ильгумень.
Палеаркт. Найден в помёте лошади.

167. *Philonthus marginatus* Stroem.

Всюду.

Европейско-сибирский. Обычен на падали и других гниющих субстратах, в помёте встречается чаще. Отмечен в помёте разных животных на всех типах пастбищ региона, кроме сухостепных и полупустынных (Чуйская степь). Один из самых обычных и массовых видов копрофильных *Philonthus*. Встречаемость, особенно на свежем помёте, 70 – 100% при средней плотности 12 особей на единицу субстрата (минимально – 6, максимально – 29). В южной части региона эти показатели тоже высоки (встречаемость 25%, средняя плотность 8 особей на единицу субстрата).

168. *Philonthus transbaicalia* Hoch.(=*suturalis* Nordm.)

Окр. п. Акташ; окр. Кош-Агач, 5 км С; спуск с пер. Чекетаман, р. Б. Ильгумень.
Восточная Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Китай. Данные по экологии отсутствуют, нами найден в помёте коров и лошадей.

169. *Rabigus tenuis* F.

Река Б. Ильгумень, спуск с пер. Чикетаман; нижнее течение р. Сема, ~ 7км от места слияния с р. Катунь; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки). Палеаркт. Указывался для пастбищ Кузнецкого Алатау как копрофил, встречающийся в коровьем навозе (Бабенко, 1991). Нами найден в помёте коров.

170. *Gabrius vernalis* Grav.

Окр. Горно-Алтайска, окр. п. Майма; слияние рр. Б. Яломан и Катунь.

Палеаркт. Обнаружен в помете коров, лошадей. Редок.

171. *Staphylinus erythropterus* L.

Бие-Чумышская возв., окр. с. Овсянниково, слияние рр. Камышенка и Охринка; окр. п. Черный Ануй, Денисова пещера; окр. Телецкого озера, п. Артыбаш; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок/

Палеаркт. Стратобионт. Обнаружен в старом коровьем помете.

172. *Dinothenarus pubescens* Deg..

Верховья р. Сараса; верх. р. Мульта.

Палеаркт. Часто встречается в помете животных (Киршенблат, 1965; Бабенко, 1991).

173. *Emus hirtus* L.

Семинский хребет; Чергинский хребет; Предалтайская равнина. Западная Палеарктика. Обитает на низкогорных пастбищах горно-лесной зоны, в предгорьях, реже – на остепненных пастбищах. Встречается в помете коров, лошадей. На С-З Алтая обычен, но не многочислен (встречаемость в пробах – 20-25%, максимальное отмеченное число особей на единицу субстрата – 6).

174. *Ontholestes murinus* L.

Всюду.

Палеаркт. Копро-некробионт. Эврибионтный вид, обитающий на всех типах пастбищ. Встречается в помете разнообразных домашних животных, где охотится на имаго мух, поедает их яйца и личинок. Встречаемость на свежем помете почти повсюду приближается к 100% при плотности до 12 особей на единицу субстрата, обычно 4 – 6 особей.

175. *Ontholestes tessellatus* Fourc.

Семинский хребет; Чергинский хребет; окр. п. Акташ.

Транспалеаркт. Экологически сходен с предыдущим видом. Встречается реже, чем *O. murinus*.

176. *Oscypus* sp.

Ябоганский перевал, старый коровий помет.

177. *Quedius fuliginis* Grav.

Предгорья Чергинского хребта, смешанный лес, 1 экз. в старом коровьем помете; северный склон Колыванского хребта, окрестности оз. Колыванское (Саввушки), старый коровий помет.

Транспалеаркт. Герпетобтонт, стратобионт

HISTERIDAE

ABRAEINAE

178. *Chaetabraeus globulus* Creutz.

Окр. п. Черга, окр. п. Мьюта.

Транспалеаркт. Факультативный копробионт, кроме помета встречается на падали, в грибах (Крыжановский, Рейхардт, 1976). Обнаружен на низкогорных лесных пастбищах. Населяет помет лошадей, указывался для экскрементов коров (Dorado, 1991). Распространен на Алтае, вероятно, шире, однако мелкие размеры (1,3 – 1,6 мм) затрудняют обнаружение этого вида, и поэтому находки, во многом, случайны.

SAPRININAE

179. *Chalcionelus amoenus* (Erichson, 1834).

Нижнее течение р. Б. Яломан, 3 км от устья.

Транспалеаркт.

Встречается в навозе, органических остатках, наносах. Нами обнаружен в коровьем помете.

180. *Saprinus planiusculus* Motsch.

Горная Колывань: 5 км В. С. Саввушки, Колыванское оз.; предгорья, окр. г. Белокуриха; пер. Чике-Таман, верх. р. Б. Ильгумень.

Палеаркт. Населяет предгорные и низкогорные степи. Факультативный копробионт, обнаружен в помете лошадей, обычен на падали. Ксерофильный вид, в горах редок, но распространен в предгорной зоне.

181. *Saprinus semistriatus* Scribae

Горная Колывань: 5 км В. с. Саввушки, Колыванское оз.; пер. Чике-Таман, верх. р. Б. Ильгумень.

Европейско-сибирский. Факультативный копробионт, чаще встречается на падали (Крыжановский, Рейхардт, 1976). Нами найден в конском помете.

182. *Saprinus (Saprinus) immundus* (Gyllenhal, 1827)

Окр. г. Белокуриха.

Палеаркт. Найден в коровьем помете.

183. *Saprinus spernax* Mars.

Алтай: всюду.

Даурско-монгольский. Факультативный копробионт, встречается на и на падали (Крыжановский, 1990). Населяет разнообразные пастбища – от полупустынных (Кош-Агач), степных, до горно-лесных в низкогорной и среднегорной зоне (1000 - 1800 м над у. м.). Обитает в помете лошадей, реже коров. Обычен, встречаемость 10 – 40%, плотность 1 – 6 особей на единицу субстрата.

184. *Saprinus aeneus* F.

Перевал Чике-Таман, верх. р. Б. Ильгумень.

Палеаркт. Найден в коровьем помете.

HISTERINAE

185. *Pachylister inaequalis* Ol.

Предалтайская равнина.

Юг Палеарктики. Копробиионт, редко встречается на падали. Населяет предгорные и низкогорные степные пастбища. Найден в помете коров. Самый крупный из копрофильных гистерид.

186. *Hister unicolor* Rchdt.

Семинский хребет: р. Сараса окр. с. Пролетарка; окр. п. Черга. Палеаркт. Факультативный копробиионт, редко встречается на падали (Крыжановский, 1990; Bistrom et al., 1991). Найден на остепненных, луговых низкогорных пастбищах в помете коров. Для гор редок.

187. *Hister sibiricus* Mars.

Окр. г. Горно-Алтайск; окр. п. Черга; верхн. и средн. течение р. Сараса; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; Телецкое оз., Артыбаш. Даурско-монгольский. Копробиионт, обнаружен на низкогорных пастбищах степного и лесного поясов (800 – 1000 м над у. м.). Населяет помёт коров, лошадей, зубра. Обычен, местами встречаемость 12 – 30% при плотности 3-5 особей на единицу субстрата.

188. *Margarinotus striola* Sahlb.

Окр. п. Усть-Сема; окр. п. Черга; Телецкое оз., пос. Артыбаш; нижнее течение р. Б. Яломан; 12 км вверх от пос. Мульты, р. Мульты; Колывань: 5 км В. С. Саввушки, Колыванское оз. Европейско-сибирский. Факультативный копробиионт. Эврибиионт, населяет разные субстраты – гниющие грибы, растительные остатки, падаль и т.п. (Крыжановский, Рейхардт, 1976; Bistrom et al., 1991). Найден на горно-лесных пастбищах до 1000 м над у. м. в помете лошадей, коров. Распространен спорадично и относительно редок, как большинство других копрофильных гистерид.

189. *Margarinotus ventralis* Mars.

Окр. г. Горно-Алтайск; слияние рр. Б. Яломан и Катунь; р. Мульты, 12 км вверх от пос. Мульты; Телецкое оз., пос. Артыбаш. Европейско-обский. Факультативный копробиионт, встречается также на падали, в грибах (Крыжановский, Рейхардт, 1976;

Bistrom et al., 1991). От горных степей до горно-лесных пастбищ (до 1000 м). В помете лошадей, коров. Обычен, встречаемость 10 – 22,5%.

190. *Atholus bimaculatus* L.

Окр. г. Горно-Алтайск; окр. п. Черга; окр. п. Ябоган, урочище Чакур.

Голаркт. Облигатный копробионт, предгорные, низкогорные пастбища степного, лесостепного пояса (до 1000 м над у. м.). Обнаружен в помете лошадей, коров. Немногочислен.

191. *A. duodicemstriatus* Schrank.

Окр. п. Черга; окр. п. Мынота; предгорья, окр. г. Белокуриха.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт, изредка встречается в гниющей растительной органике (Крыжановский, Рейхардт, 1976). На Алтае населяет горно-степной и лесной пояса до высот 1100 – 1400 м над у.м. Распространен спорадично, относительно редок, единичные находки.

PTILIIDAE

К семейству относятся самые мелкие жесткокрылые, населяющие различные субстраты растительного происхождения, где питаются спорами грибов. В помете обычные виды рода *Acrotrichis*. Из-за небольших размеров (0,6 – 1 мм), отсутствия определителей и специалистов по данной группе, видовую принадлежность найденных представителей семейства установить не удалось. Вероятно, виды распространены шире, чем указано ниже.

192. *Acrotrichis* sp.

Окр. п. Черга, окр. г. Горно-Алтайск; окр. с. Пролетарка; окр. п. Акташ.

Населяет конский, коровий помет возраста от 1 суток и более.

HYDROPHILIDAE

SPHAERIDIINAE

193. *Sphaeridium bipustulatum* F.

Повсеместно.

Транспалеаркт. Облигатный копробионт. Обитает на различных типах пастбищ – от горных степей до субальпики. Населяет помет коров и лошадей. Обычен, встречаемость в большинстве обследованных точек – 100% при плотности от 33 до 167 особей на единицу субстрата. Весенне-осенний.

194. *Sphaeridium scarabaeoides* L.

Повсеместно.

Транспалеаркт, завезен в Северную Америку.

Облигатный копробионт, населяет разнообразные пастбища от сухих предгорий до горных лесов, субальпийского пояса. Обнаружен в конском и коровьем помете, помете зубра. Обычен, массовый (встречаемость - 100%, плотность 3 – 151 особь на единицу субстрата). Весенне-осенний.

195. *Sphaeridium lunatum* F.

Окр. п. Черга; слияние рр. Катунь и Б. Яломан.

Транспалеаркт, завезен в Северную Америку. Встречается в горно-степном, горно-лесном поясе до 1000 – 1400 м над у. м. Обнаружен в помете коров, лошадей. По нашим данным, редок. Весенне-осенний.

196. *Cercyon melanocephalus* L.

Повсеместно.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт. Эврибионт, населяет горные степи, леса до субальпики. Предпочитает конский помет, но встречается и в помете коров. Встречаемость в пробах 23 – 70%. Весенне-осенний.

197. *Cercyon terminatus* Marsh.

Среднее течение р. Урсул.

Голаркт. Вероятно, облигатный копробионт, хотя встречается и в разлагающихся органических остатках (Шатровский, 1989). Нами найден в помете лошадей на лугостепном пастбище в Онгудайской долине. Редок.

198. *Cercyon ovillus* Motsch.

Окр. п. Черга; слияние рр. Катунь и Б. Яломан; окр. п. Акташ; зап. отроги Теректинского хребта, окр. п. Ябоган; сред. течение р. Урсул.

Восточно-сибирский. Облигатный копробионт. Низкогорные лугостепные, лесные пастбища. В конском помете. Обычен. Весенне-летний?

199. *Cercyon quisquilius* L.

Повсеместно.

Голаркт. Факультативный копробионт, обычен и в скоплениях органических остатков (Шатровский. 1989). Населяет разные типы пастбищ от предгорий до 2500 м над у. м. Найден в помете лошадей, коров, зубра, указывался для навоза овец (Hanski, Kuusela, 1983). Обычен, один из массовых видов гидрофилид. Встречаемость 80 – 100%. Весенне-осенний.

200. *Cercyon pygmaeus* Ill.

Окр. п. Черга; слияние рр. Катунь и Б. Яломан; окр. п. Акташ; зап. отроги Теректинского хребта, окр. п. Ябоган; сред. течение р. Урсул; отроги Колыванского хребта, Колыванский борок/

Европейский. Облигатный копробионт. Степные низкогорные степные пастбища, горно-лесная зона до 1000 м. В помете лошадей, коров, зубра. Обычен, встречаемость в пробах 30 – 60%.

201. *Cercyon exorabilis* Shatr.

Окр. г. Горно-Алтайск, Майма; зап. отроги Теректинского хребта, окр. п. Ябоган.

Восточно-сибирский. Облигатный копробионт, обнаружен на низкогорных степных и лесных пастбищах в помете лошадей. Редок, единичные экземпляры.

202. *Cercyon lateralis* Marsch.

Окр. п. Черга.

Голаркт? Вид с обширным ареалом, но с большими дизъюнкциями. Найден на участках с луговой растительностью в низкогорной зоне. Редок, единичные экземпляры.

203. *Cercyon unipunctatus* L.

Окр. п. Черга.

Европейско-сибирский. Облигатный копробионт, обнаружен на низкогорных пастбищах горно-лесной зоны в помете коров, лошадей. Относительно редок.

204. *Megasternum obscurum* Marsham.

Окр. п. Черга; слияние рр. Катунь и Б. Яломан.

Транспалеаркт, завезен в Северную Америку. Облигатный копробионт, населяет низкогорные пастбища. Найден в помете лошадей. Для Алтая редок.

205. *Pachysternum haemorrhoum* Motsch.

Повсеместно.

Восточно-палеарктический. Облигатный копробионт. Населяет горно-лесные, степные пастбища от низкогорий до 1 500 м. Найден в помете коров, лошадей, зубра. Обычен, местами многочислен. Встречаемость 60 – 100% при плотности 24 – 68 особей на единицу субстрата. Весенне-летний?

206. *Cryptopleurum minutum* F.

Повсеместно.

Голаркт. Облигатный копробионт. Эврибионт, населяет горно-степные, горно-лесные, субальпийские пастбища. Обнаружен в помете лошадей, коров, зубра. Обычен, многочислен. Встречаемость на Алтае 100%. Весенне-осенний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших многолетних исследований показывают, что видовая структура сообществ копрофильных насекомых на горных пастбищах Алтая отличается таксономическим разнообразием. В помете различных животных обнаружено около 200 видов копрофильных жесткокрылых из 5 семейств, и этот список нельзя считать полным. Ядро колеоптероидной группировки составляют Staphylinidae и Scarabaeidae (85,20% от общего числа видов), виды Histeridae и Hydrophilidae в видовом отношении менее многочисленны, но их роль в сообществе помета и пастбищных экосистемах в целом не менее важна.

Трофический спектр копрофильных жесткокрылых горных пастбищ характеризуется преобладанием копрофагов, обеспечивающих утилизацию помета. Высокая численность копрофагов обеспечивает обильную трофическую базу хищникам, снижая тем самым конкуренцию между ними.

Степень связи с пометом у жесткокрылых различна. Большую часть составляют виды, связь которых с субстратом носит факультативный характер, которых субстрат привлекает либо своими микроклиматическими особенностями, либо как место концентрации пищи. Постоянную связь с пометом имеют чуть более четверти видов. Основу этой группы составляют Scarabaeidae, для которых помет является основной средой обитания, и вне помета их можно встретить только во время миграций в поисках новой порции экскрементов.

Изучение вопроса о приуроченности жесткокрылых к помету определенного вида животного показывает, что узкая экологическая специализация у копрофильных видов отсутствует. Утверждения о том, что вид встречается только в помете, например, коров, на наш взгляд, не совсем точны. Можно говорить лишь о преференции определенного типа помета, когда при наличии экскрементов нескольких видов животных насекомые выбирают одни из них. При отсутствии предпочитаемого типа помета копробионты используют любые экскременты, доступные в данное время.

Наибольшим разнообразием жесткокрылых отличаются пастбища горно-лесной зоны, где наряду со специфическими обитателями помета обычны широкие герпетобионты, населяющие разнообразные среды, богатые разлагающейся органикой.

На формирование населения помета на горных пастбищах региона не влияют состав почвы, пол, возраст и физиологическое состояние животного. Определенное влияние оказывает структура почвы на жизнедеятельность роющих *Scarabaeidae* и мигрирующих перед окукливанием личинок копробионтов. Сообщество помета складывается под воздействием конкретных условий пастбища - термогигрорежима, величины инсоляции, экспозиции склонов, характера растительности, интенсивности выпаса, высоты над уровнем моря.

Большая часть видов насекомых, связанных с пометом животных в обследованном регионе, широко распространены в Северной полушарии и населяют разнообразные природные зоны, так как субстрат, с которым они связаны, является постоянным элементом любого ландшафта. Среди облигатных копробионтов есть широко распространенные виды, играющие первостепенную роль в регуляторных процессах, контролирующей численность мух, развивающихся в помете домашних животных. Это хищники-полифаги (*Staphylinidae*) и паразитоиды (виды *Aleochara* из *Staphylinidae*). Часть хищников (*Staphylinidae*) отмечались и как эффективные регуляторы экзогенных фаз развития гельминтов. Этот факт может иметь большое практическое значение, поскольку открывает возможности изучения использования таких видов в качестве средств борьбы с вредными беспозвоночными, связанными с пометом и имеющими медико-ветеринарное значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов Ю.В. О некрофагии *Copris lunaris* L. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Зоол. журн.- 1968.- Т.47.- №8.- С.1251-1252.
- Азизов Н. Энтомофаги синантропных мух животноводческих ферм и пастбищ Самаркандской области: Автореф. дис. ...канд. биол.наук.-М.: 1973. - 22 с.
- Алеев Ю.Г. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи совр. биол.- 1980.- Т.90.- №3.- С. 462-477.
- Ахметова Л.А. Жесткокрылые насекомые трибы Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae) России.- Автореф. дис. канд. биол. наук.- С-Петербург, 2011.- 23 с.
- Бабенко А.С. Жесткокрылые подсемейства Staphylininae (Coleoptera, Staphylinidae) из предгорий Западного Алтая //Фауна и экология растительноядных и хищных насекомых Сибири, Новосибирск, 1980. С.33-41.
- Бабенко А.С. Фауна и биотопическое распределение коротконадкрылых жуков (Coleoptera, Staphylinidae) в южной части Западной Сибири // Полезные и вредные насекомые Сибири - Новосибирск, 1982. С.52-59
- Бабенко А.С. Новые находки коротконадкрылых жуков (Coleoptera, Staphylinidae) в Сибири // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока - Новосибирск, 1985. С.75-82.
- Бабенко А.С. Биотопическое размещение стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в предгорьях Западного Алтая // Ландшафт. экол. насекомых.- Новосибирск, 1988. С.69-74.
- Бабенко А.С. Экология стафилинид Кузнецкого Алатау.- Томск: изд-во ТГУ, 1991.- 191 с.
- Беклемишев В.Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоол. журн.- 1959.- Т.38.- Вып.8.- С.1128-1136.
- Березина О.Г., Мордкович В.Г. Опыт морфоэкологической классификации приводных жуков (Insecta, Coleoptera) // Сиб. экол. журн. -2000.- Т. 7.- № 3.- С. 271-277.
- Берлов Э.Я. Материалы к фауне жуков-копрофагов (Coleoptera, Scarabaeidae) Восточной Сибири и Дальнего Востока // Жуки Дальнего Востока и Восточной Сибири.- Владивосток, 1979. С. 102-110.
- Берлов Э.Я. Жуки-копрофаги (Coleoptera, Scarabaeidae) Алтая, Хакасии и Тувы // Вестник Иркутской государственной

- сельскохозяйственной академии – Иркутск: изд. ИГСХА, 1997. Вып. 3. С. 36-40.
- Берлов Э.Я., Шиленков В.Г. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Lamellicornia) Южного Прибайкалья // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока.- Новосибирск, 1977. С.87-101.
- Берлов В.Я., Калинина О.И., Николаев Г.В. Scarabaeidae – Пластинчатоусые / Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.3. Жесткокрылые, или жуки. Ч.1 — 1989. - С.380-434.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.:Мир, 1989. Т.Т.1-2.
- Бызова Ю.Б. и др. Количественные методы в почвенной зоологии.- М.: Наука, 1987.- 288 с.
- Быков Б.А. Экологический словарь.- Алма-Ата: Кайнар, 1988.- 212 с.
- Веселкин Г.А. О видовом составе клещей и жуков - энтомофагов зоофильных и синантропных мух // Фауна и экология членистоногих Сибири.- Новосибирск, 1980. С. 220-222.
- Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов - М.: Наука, 1976.-152 с.
- Винокурова В.А. Материалы по фауне и экологии пастбищных насекомых-копробионтов в аласных экосистемах Лено-Ачинского междуречья (Центральная Якутия) // Зоогеографические и экологические исследования животных Якутии.- Якутский гос.ун-т, 1992. С. 10-17.
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых.- М.-Л.: изд-во АН СССР, 1949.- 280 с.
- Гиляров М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше.- М.:Наука, 1970.- 276 с.
- Джамбазишвили Я.С. Пластинчатоусые жуки Грузии.- Тбилиси: Мецниереба, 1979.- 276 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша.- М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Душенков В.М., Макаров К.В. Летняя полевая практика по зоологии беспозвоночных.- М.: Академия, 2000.- 256 с.
- Емельянов А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энт. обозр.- 1974.-Т. 53.- В. 3.- С. 497-522.
- Жантиев Р.Д. Об экологии кожеедов (Coleoptera, Dermestidae) Средней Азии // Зоол. журн. - 1963. Т. 42.- № 7.- С. 1052-1063.
- Зибницкая Л.В., Кашеев В.А., Байтурсинов К.К., Чильдебаев М.К. Роль стафилинид в регуляции численности экзогенных фаз

- развития паразитических нематод // Изв. АН КазССР, сер. биол.- 1991.- №1.- С. 83-85.
- Зибницкая Л.В., Кашеев В.А. К вопросу об элиминации яиц цестод копробионтными жесткокрылыми // Изв. АН КазССР, сер. биол.- 1993.- №3.- С. 46-50.
- Зибницкая Л.В., Кашеев В.А. Роль пастбищных жесткокрылых в снижении численности гельминтов (на примере некоторых легочных нематод и цестод) // *Selevinia*. – 1995.- № 2.- С. 83-85.
- Зимин Л.С. Фауна СССР. Насекомые Двукрылые. Т. 18. Семейство Muscidae. / М.; Л.: Наука, 1951._ 287 с.
- Зинченко В.К. Вертикально-поясное распределение пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) подсемейств Geotrupinae, Scarabaeinae и Aphodiinae в горах Юго-Западного Алтая // Известия Алтайского отдела Русского географического общества РАН.- 1998.- В.18.- С.64-68.
- Зинченко В.К. Простая и эффективная ловушка для отлова жуков-некрофагов // Евразийский энтомолог. журнал. -2007.- Т. 6.- Вып.4.- С. 410.
- Кабаков О.Н. Обзор пластинчатоусых жуков подсемейства Corrinae (Scarabaeidae, Coleoptera) Дальнего Востока и сопредельных территорий // Жуки Дальнего Востока и Восточной Сибири.- Владивосток, 1979. С.58-98.
- Кабилев Т., Сиддиков Б. Насекомые (Scarabaeidae, Histeridae) как биоэлиминаторы яиц цестод // Материалы IV Интернац. симп. гельминтологов.- Татрас, 1982. С.78.
- Кашеев В.А. К фауне Oxytelini (Coleoptera, Staphylinidae) Монгольской Народной Республики // Фауна насекомых Монголии.- 1989. Т.10. С. 279-295.
- Кашеев В.А. Оксителины (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) фауны бывшего СССР: Автореф. на соискание докт. биол. наук.- Алматы, 1994.- 46 с.
- Кашеев В.А. Копробионтные стафилиниды (Col., Staph.) Заилийского и Кунгей Алатау. // *Selevinia*.- 1995 а.- № 2.- С.39-44.
- Кашеев В.А. Копробионтные стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) хребта Кетмень // Известия НАН Респ. Казахстан. Сер. биол. – 1995 б. - № 6.- С.32-35.
- Кашеев В.А. Копробионтные стафилиниды (Col., Staph.) юго-западного Алтая // *Selevinia* .- 1999.- С.55-60.
- Кашеев В.А. Классификация морфо-экологических типов имаго стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) // *Tethys Entomol. Res.*- 1999б.-№1.- С. 157-170.

- Кашеев В.А., Зибницкая Л.В. К вопросу об элиминации численности яиц цестод копробионтными жесткрылыми // Изв. АН Р Казахстан.- 1993.- №3.- С.38-42.
- Кашеев В.А., Чильдебаев М.К., Псарев А.М., 1997. К методике изучения почвенной мезофауны членистоногих. Сообщение I. // Изв. МН-АН Р Казахстан, сер. биол. и мед. N 4. С. 30-37.
- Кашеев В.А., Чильдебаев М.К., Псарев А.М., 1998. К методике изучения почвенной мезофауны членистоногих. Сообщение III. // Изв. МН-АН Р Казахстан, сер. биол. и мед. N 2. С. 65-71.
- Киришенблат Я.Д. Семейство Staphylinidae – стафилины, или коротконадкрылые жуки // Определитель насекомых Европейской части России. Т.2.- Л.:Наука, 1965. С.111-156.
- Корж К.П., Машкей А.М., Тараник К.Т., Машкей И.А. Изучение фауны стафилинид - естественных врагов синантропных мух в животноводческих помещениях Южной Украины // Ветеринария (Киев).- 1980.- N2.- С.77-80.
- Корж К.П., Машкей А.М., Машкей И.А., Мищенко О.О. Экспериментальное изучение биологии стафилина *Philonthus nitidulus* и его роли в уничтожении синантропных и зоофильных мух. // Ветеринария (Киев).-1983.- N57.- С.54-57.- (укр.).
- Корж К.П., Машкей А.М., Тараник К.Т., Мищенко А.А. Стафилиниды - регуляторы численности пастбищных мух // Проблемы почвенной зоологии. Тез. докл. Всес. совещ. Кн. 1.- Ашхабад, 1984. С.148-149.
- Криволицкая Г.О. Семейство Ptiliidae – перокрылки // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткрылые, или жуки. Ч.1.- Л.: Наука, 1989. С. 373-374.
- Криволицкий Д.А. . Понятие "жизненная форма" в экологии животных // Журнал общ. биол.- 1967.- Т. 28.-№ 2.- С. 155-162.
- Криволицкий Д.А. . Современные представления о жизненных формах животных // Экология.- 1971.- № 3.- С. 19-25.
- Криволицкий Д.А. . Жизненные формы и биоразнообразие животных // Бюлл. МОИП. – 1999.- Т. 347.-№. 5.- С. 81-86
- Крыжановский О.Л. О системе жизненных форм жуков семейства Histeridae (Coleoptera) // Труды зоологического института АН СССР.- 1989. Т.202. С.87-104.
- Крыжановский О.Л. Histeridae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.III. Ч.1.- Л.:Наука, 1990. С.295-310.
- Крыжановский О.Л. О направлениях морфоэкологической эволюции жуков семейства Histeridae (Coleoptera) // Известия РАН, серия биологическая.- 1996.- №2.- С.176-184.

- Крыжановский О.Л., Рейхард А.Н. Фауна СССР. Жуки надсемейства Histeroidea (семейства Spaeritidae, Histeridae, Synteliidae) - Л.: Наука, 1976.- 435 с.
- Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол .- автореф... доктора биол. наук.- Москва, 2002.-41 с.
- Любечанский И.И., Мордкович В.Г. Классификация экологических групп почвенных животных на примере жуков-жужелиц Западно-Сибирской равнины. // Сиб. экол. журн. 1997.- № 6.- С. 597-607.
- Макфедьен Э. Экология животных.- М.:Мир, 1965.- 376 с.
- Мартынов В. В. Описание личинок трех видов жуков рода *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). Сообщение 3 // Вестн. зоологии. 2003. Т. 37, № 1. С. 13-23.
- Медведев С.И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР.- М.-Л.: изд-во АН СССР, 1952.- 242 с.
- Медведев Л.Н. Семейство Hydrophilidae - водолюбы // Определитель насекомых Европейской части СССР.- Т.2.- Л.:Наука, 1965. С.88-94.
- Медведев Г.С. Эколого-морфологические типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии / Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: Ирфон, 1970.- С. 26-44.
- Медведев С.И., Мищенко А.А., Петренко А.А. Эколого-зоогеографический обзор стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) песчаных почв Харьковской области // Энтомол. обозр.- 1980.- Т.59.- С.550-555.
- Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Зонально-катенный порядок экологической ординации населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западно-Сибирской равнины. // Успехи совр. биол.- 1998.- Т. 118.- № 2.-С. 205-215.
- Нарзикулов М.Н. О жизненных формах насекомых, их становлении и эволюции. / Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: Ирфон, 1970.- С. 5-25.
- Негробов С.О. Фауна и экология пластинчатоусых жесткокрылых (Coleoptera, Lamellicornia) бассейна Среднего Дона: Автореф дис. канд. биол. наук.- Воронеж, 1999.- 24 с.
- Негробов С.О. К фауне и экологии рогачей и пластинчатоусых жуков (Coleoptera: Lucanidae, Scarabaeidae) Воронежской области // Энтомол. обозр. – 2000.-Т.59.- В. 1.- 2000.
- Нестеренко В.А. Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксоценов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Биологический инт ДВО РАН Владивосток, 2000. 46 с

- Николаев Г.В. Пластинчатоусые жуки Казахстана и Средней Азии.- Алма-Ата: Наука, 1987.-232 с.
- Николаев Г.В. Пищевая специализация пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeoidea) Казахстана и Средней Азии // Тр. ин-та зоологии АН КазССР. -1990.- Т. 45.- С. 129-134.
- Николаев Г.В., Пунцагдулам Ж. Пластинчатоусые жуки Монгольской Народной республики // Насекомые Монголии.- 1984. Вып.9. С.90-294.
- Никритин Л.М. Обзор навозников рода *Aphodius* Ill. (Coleoptera, Scarabaeidae), распространенных в Средней Азии // Энтомологический обзор.- 1973.- 52.- №3.- С. 610-623.
- Одум Ю. Основы экологии.- М.:Мир, 1975.- 742 с.
- Поздняков А.А. Биологические системы: организмы и ценозы / XXVII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т. - 2013. - С. 143-151.
- Порчинский И.А. Осенняя жигалка (*Stomoxis calcitrans* L.), ее биология в связи с другими мухами и борьба с ней // Тр. Бюро по энтомологии.-1910. Т. 8. С. 8-10.
- Потоцкая В.А. Определитель личинок коротконадкрылых жуков (Staphylinidae) европейской части СССР.- М.: Наука, 1967.- 120 с.
- Проценко А.И. Пластинчатоусые жуки Киргизии (Coleoptera, Scarabaeidae).- Фрунзе, 1968.- 258 с.
- Прудникова М.А. О невозможности применения жука чернотелки *Alphitobius diaperinus* Pz. (Coleoptera, Tenebrionidae) как агента биологического метода борьбы с куринным клещом *Dermanyssus galinae* // Энтомологический обзор.-1991.-70.- №1.- С.53-56.
- Псарев А.М. Жесткокрылые из помета зубра на Алтае // Биологическое разнообразие животных Сибири. Материалы научн. конф.- Томск, 1998. С.86-87.
- Псарев А.М., Кашеев В.А., Чильдебаев М.К. К фауне Tachyporinae (Coleoptera, Staphylinidae) юго-востока Казахстана // Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана (Материалы Международной конференции 6-8 апреля 1999 г.). Алматы: "Tethys", 1999. С.140-141.
- Псарев А.М. Трофические группировки копрофильных насекомых пастбищ Горного Алтая // Зоол.журн.- 2001.- Т.80.- №12.- С.1523-1526.
- Псарев А. М. К полевой оценке роли *Aleochara* spp. (Coleoptera, Staphylinidae) в динамике численности популяций копрофильных

- мух. - Проблемы ресурсосбережения и природопользования Алтайского региона // Известия Алтайского отдела Русского географического общества РАН.- 2002.- В.21.- С.129-134.
- Псарев А.М. О жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) – энтомофагах копрофильных мух горных пастбищ Алтая // Энтомологические исследования в Западной Сибири. Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического об-ва.- Вып. 3.- Кемерово, 2005.- С.48-53.
- Псарев А.М. Сравнительная характеристика условий обитания и особенностей локализации насекомых-копробионтов в разных типах субстрата // Энтомологические исследования в Западной Сибири. Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического об-ва.- Вып. 4.- Кемерово, 2006.- С. 53-58.
- Псарев А.М. Копрофильные Tachinus (Coleoptera: Staphylinidae) Горного Алтая [Текст]: // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2010а.- №3(93).- С.32-35.
- Псарев А.М. Копро- и некрофильные Tachiporinae (Coleoptera, Staphylinidae) Горного Алтая // Евразийский энтомол. журнал.- 2010б.- Т. 9.- В.3.- С. 474–476.
- Псарёв А.М. К методике изучения некрофильных жесткокрылых: сравнительная оценка трёх типов ловушек // Евразийский энтомол. журнал.- 2012.-Т.11.- №3.- С. 236-238.
- Ревякин В.С., Ревякина Н.В., Малиновский А.В. География Алтайского края – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1995.- 136 с.
- Реймерс Н.Ф. Азбука природы (микроэнциклопедия биосферы).- М.: Знание, 1980.- 208 с.
- Роговин К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журн. общ. биол.- 1999.- Т.60.- Вып. 4.- с.394-413.
- Рузимурадов А., Азизов Н. Энтомофаги зоофильных мух Узбекистана.- Ташкент: Фан, 1987.- 48 с.
- Сычевская В.И. Жуки Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) как естественные враги синантропных мух из семейства Sarcophagidae в Средней Азии // Зоол. журн.- 1972.- 51.- Вып.1.- С. 142-143.
- Тазиева З.Х., Шалтаева К.Б. Значение жуков в регуляции численности легочных нематод овец и оленей // Изв. АН КазССР, сер. биол.- 1985.- №1.- С. 38-40.
- Тихомирова А.Л. Морфо-экологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР).- М.: Наука, 1973.- 190 с.

- Тлеппаева А.М. К проблеме разработки классификации морфоэкологических типов околотовных насекомых // Зоолого-экологические исследования. Тр. ин-та зоологии МОН РКазakhstan. -2005. – Т. 49.- С. 120-129.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы.- М.:Мир, 1980.- 328 с.
- Черных Д.В. Пространственно-временная организация внутриконтинентальных горных ландшафтов (на примере Русского Алтая). - Дисс. докт. биол. наук.- Барнаул, 2012.- 360 с.
- Чильдебаев М.К. Экологические аспекты регуляции численности синантропных и зоофильных мух некоторыми хищными и паразитическими членистоногими на юго-востоке Казахстана.: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Алма-Ата, 1990.- 23 с.
- Чильдебаев М.К., Кашеев В.А., Псарев А.М. Фауна копро- и некробионтных стафилинид Джунгарского Алатау // Ин-т зоол. АН КазССР.- Алма-Ата, 1990 б.- 20с. - Деп. в ВИНТИ 11.06.90, N 3284-B90.
- Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высш. шк., 1971.- 424 с.
- Цуриков, М. Н. 2006. Три ловушки с приманками для сбора беспозвоночных // Зоол. журнал. -Т. 85. -№5.- С. 656-658.
- Шапран Ю.П. Жесткокрылые семейства Histeridae фауны Украины.- Автореф. дис. канд. биол. наук.- Киев, 1991.- 26 с.
- Шарова И.Х. Жизненные формы имаго жукелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. -1974.- Т. 53.- №5.-С. 692-709.
- Шарова И.Х.. Жизненные формы жукелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. -360 с.
- Шарова И.Х. Современное состояние и перспективные направления учения о жизненных формах в зоологии. - Экология жизненных форм почвенных и наземных беспозвоночных.- М.: МГПИ им. Ленина, 1986.- С. 3-10.
- Шатровский А.Г. Hydrophilidae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.III. Ч.1.- Л.: Наука, 1989. С.264-293.
- Шендрик, Л. І., Бойко, О. О., Фали, Л. І. Копрофільні стафілініди роду *Philonthus* (Coleoptera, Staphylinidae) як резервуарні хазяї нематод підрядів *Strongylata* та *Rhabditata* // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16, т. 1. – С. 197–203. (белорусск.)
- Шилов В.Ф., Шиленьков В.Г. Коротконодкрылые жуки (Coleoptera, Staphylinidae) Южного Прибайкалья // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока.- Иркутск, 1977. С. 62-70.

- Яблоков-Хнозорян С.М. Пластинчатоусые // Фауна Армянской ССР. Т.6. - Ереван: изд-во АН АрмССР, 1967.- 225 с.
- Яхонтов В.В. Экология насекомых.- М.: Высш. шк., 1969.- 488 с.
- Abdel-Gawaad A. A., Ahmed S. M., el-Berry A., el-Goyer F. H.. The suppressing effect of three predators of the immature stages of the house fly *Musca domestica* L. on its population in a breeding site in Alexandria. // Z. Ang. Ent.- 1976.- V. 80.- P. 1—6.
- Adam L. Beetls (Coleoptera) inhabiting shep dropping in dry pastures of Hungary // Folia entomol. hung.- 1986.- 47.- N 1-2.- P.5-12.
- Arellano L., Favila M. E., Huerta C. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations // Biodivers. and Conserv. -2005.- V. 14.- N 3.- P. 601-615.
- Avila J.M., Sanchez-Penero F. Contribution al conocimiento de las comunidades de esarabeidos coprophagos de Chilina de la Frontera (Cadiz, Espana). Familia Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeidae) // Zool. Baetica.- 1990.- N1.- P.147-164.
- Bajerlein D. Coprophilous histerid beetle community (Coleoptera: Histeridae) of western Poland // Pol. J. Entomol. – 2009.- V. 78. -N 3.- P. 201-207.
- Bajerlein D., Bloszyk J. Phoresy of Uropoda orbicularis (Acari: Mesostigmata by beetles (Coleoptera) associated with cattle dung in Poland // Eur. J. Entomol. -2004.- V. 101.- N 1.- P.185-188.
- Baharudin O., Sallehnudin S., John J. *Anotylus latiusculus* (Coleoptera, Staphylinidae) parasitising the puparium of *Musca domestica* in Malasia // Jap. J. Sanit. Zool.- 1991.- 42.- N 2.- P. 147-149.
- Balog, A., Marko, V., Szarvas, P. Dominance, activity density and prey preferences of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in conventionally treated Hungarian agroecosystems // Bulletin of entomological research.-2008.- V. 98.- Is. 4.- P. 343-353.
- Balthasar V. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen undorientalischen Region, III. Aphodiinae.- Prag., 1964.- 652 p.
- Barbero E., Palestini C., Rolando A. Intra- and interspecific aggregation of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in alpine pastures // 20 Int. Cong. Entomol., Firenze, 1996.- Firenze, 1996.- P. 300.
- Bayartogtokh B., Otgonjargal E. Assemblages of coprophilous beetls (Insecta: Coleoptera) in the pastureland of Central Mongolia // Mongolian Journal of Biological Sciens. 2009. V.7(1-2). P. 19-27.

- Bayartogtokh B., Kim J.I., Bae Y.J. Lamellicorn beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Korea and Mongolia // Entomol. research.- 2012.- V.42.- P. 211-218.
- Benick L.. Pilzkafer und Kaferpilze. Okologische und statistische Untersuchungen // Acta Zool. Fennica.-1952.- N70.- P.1-250.
- Bistrom O, Silfverberg H., I. Rutanen. Abundance and distribution of coprophilous Histerini (Histeridae) and *Onthophagus* and *Aphodius* (Scarabaeidae) in Finland // Entomol. fenn.-1991.- 2.- N2.- P.53-66.
- Blackwelder R.E. Morphology of Coleopterous family Staphylinidae // Smithsonian Misc. Collect.- 1936. V.94. N13. P.2-202.
- Blume R.R. A checklist, distributional record and annotated bibliography of the insect associated with bovine droppings on pastures in America North of Mexico // South-west. Entomol.,1985.Supp. 1. N 9.- 55 p.
- Blume R.R.. Parasites of diptera associated with bovine droppings on a pasture in east central Texas // Southwest. Entomol.- 1986.- V. 11.- N 3.- P. 215-222.
- Bornemissza I. Studies on the histerid beetle *Pachylister chinensis* in Fiji and its possible value in the control of buffalo-flies in Australia // Austral Journ. Zool.-1968.- V.16.- N4.- P.373-688.
- Bornemissza I. Biologische Regelund der Bevölkerungsdichte von *Haematobia exigua* durch Ausiedlung von Dungkafern in Australien // Anz. Schadlingsk. und Pflanzenschutz.- 1971.- 44.- N1.- P. 9-10.
- Breymeyer A., Zacharieva-Stoilova B. Scarabaeidae in two montain pastures in Poland and Bulgaria // Bull. L'Acad. Pol. Sci. Serie des sciences biologiques.- 1975. Cl.II. V. 23. N 3. P. 173-180.
- Bruno T.V., Guimaraes J.H., Sautos A.M., Tucci E.K. Moscas sinsntropicas (Diptera) e seur predadores que criam em esterco de aves poedeiras confinadas, no Estado de Sao Paulo, Brasil // Rev. brasil. entomol.- 1993.- 37.- N3.- P.577-590.
- Caballero, U., Leo'n-Corte's, J.L., Moro'n-Ri'os, A. Response of rove beetles (Staphylinidae) to various habitat typesand change in Southern Mexico // Journal Insect Conservation.- 2009.- V.13.- P. 67-75.
- Calver M., Matthiessen J., Hall G., Bradley J., Lillywhite J. Immonologocal determination of predators of busch fly, *Mysca vetustissima* Walker (Diptera, Muscidae) in South-western Australia // Bull. Entomol. Res.- 1986.- V.76.- N 1.- P. 133-139.
- Carpaneto G., Piattella E., Spampinato M.F. Analisa di una comunita di Coleotteri scarabaeoidei coprophagi in un pascolo appenninico pseudoalpino (Coleoptera, Scarabaeoidea) // Boll. Assoc. rom. entomol.- 1995.- 50.- N 1-4.- P. 45-60.

- Chodorowski A. 1959. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake. *Polskie Archivium Hydrobiologii*. Vol. 6 (19). № 3. p. 33-73.
- Davidson W. Beetles solve a sticky problem // *Rural. Res.*- 1987.- N 134.- P.29-30.
- Davis A.L.V. Community organization in South African, winter rainfall, dung beetle assemblage (Coleoptera, Scarabaeidae) // *Acta oecol.*- 1994.- 15.- N6.- P. 727-738.
- Dorado R. Estudio ecologico de *Chaetabreus globulus* (Creutzer) y *Acritus nigricornis* Hoffman (Coleoptera, Histeridae) // *Elytron.*-1991.-5.-N1.- P.249-256.
- Doube B.M. Biological control of the buffalo fly (Diptera, Muscidae) // *Proc. 4 th. Entomol. Congress, Johannesburg, 6-8 Sept., 1983 - Pretoria, 1983. P.33-34.*
- Doube B., Maqueen A., Fay H. Effect of dung fauna on survival and size of buffalo flies (*Haematobia* spp.) breeding in the field in south Africa and Australia // *J. Appl. Ecol.*- 1988.- V.25.- N 9.- P. 133-135.
- Doube B.M., Macqueen A. Establishment of exotic dung beetles in Queensland: The role of habit specificity // *Entomophaga.*- 1991.- 36.- N3.- P.353-360.
- Drea J.J. Studies of *Aleochara tristis* (Coleoptera, Staphylinidae), a natural enemy of the face fly // *J. Econ. Entomol.*-1966.- V.59.- P.1368-1373.
- Eghedar E. Zur Biologie und Okologie der Staphyliniden *Philonthus fuscipennis* Mannh. und *Oxytelus rugosus* Grav. // *Pedobiologia.*-1970.- V.10.- P.169-179.
- Errouissi F., Labidi I., Nouira S. Seasonal occurrence and local coexistence within scarabaeid dung beetle guilds (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Tunisian pasture // *Eur. J. Entomol.*- 2009.- V. 106.- N 1.- P. 85-94.
- Fay H.A.C., Doube B.M. The effect of some coprophagous and predatory beetles on the survival of immature stages of the African buffalo fly *Haematobia thirouxi potans*, in bovine dung // *Z. Angew.Entomol.*- 1983.-95.- N5.- P. 460-466.
- Favila M.E., Diaz A. *Canthon aganellus cyanellus* Le Conte (Coleoptera, Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls // *Coleopterists Bull.*- 1996.- 50.- N1.- P. 52-60.
- Fincher G. Predation on the horn fly by two European species of *Philonthus* // *Southwest. Entomol.* - 1995.- 20.- N2.- P. 131-136.
- Fisher, G.T. Predation on the horn fly by two European species of *Philonthus* // *Southwestern Entomologist.*- 1995.- Vol.20.- Iss.2.-Pp. 131-136.
- Fincher G.T., Summerlin J.W. Predation on the horn fly by three exotic species of *Philonthus* // *J. Agr. Entomol.*- 1994.- 11.- N1.- P. 45-48.

- Flechtmann C.A.H., Rodrigues S.R. Insectos fomicolas associados a fezer bovineas em Jaragna do Sul. S C.Besouros coprophagos (Coleoptera, Scarabaeidae) // Rev. Bras. Entomol. – 1995a.- 39.- N2.- P.303-309.
- Flechtmann C.A.H., Rodrigues S.R., Araujo S.D. Levantemento de insectos fomicolas em Ilha Solteira, San Paulo, Brasil // Rev. brasil. entomol.- 1995b.- 39.- N1.- P. 115-120.
- Flechtmann C.A.H., Rodrigues S.R., Seno M. G. Z. Control biologico da Mosca-do-Chifres (*Haemaetobia irritans*) em Seviria, Mato Grosso do Sul. 3. Levantamento de especies fomicolas associadas a mosca // Rev. bras. entomol.- 1995c.- 39.- N2.- P. 249-258.
- Forsyth A., Alocock J. Ambushing and preylurind as alternative foraging facts of the fly catching rove beetle *Leistotrophus versicolor* (Coleoptera, Staphylinidae) // J. Insect Behav.-1990.- 3.- N6.- P. 703-718.
- Fuldner D. Beitrage zur Morphologie und Biologie von *Aleochara bilineata* Gyll. und *A. bipustulata* L. // Z. Morph. Okol. Tiere. -1960.- N49.- P. 312-386.
- Gardiner A.J. The effects of large herbivore community strycture on the composition of the coprophagous scarab beetles fauna (Coleoptera, Scarabaeidae) // Proc. 8th. Entomol.Cong., Bloemgontein, 1-4 July, 1991.- Pretoria, 1991. P.44.
- Geetha B., Sankaran T. Parasites, predators and other arthropods associated with *Musca domestica* and other flies breeding in bovine manure // Entomophaga.- 1977.- V. 22.- N 2.- P. 163-167.
- Geetha B., Sankaran T. Natural enemies and other organisms associated with *Musca domestica* and other flies breeding in pig and poultry manures // Abstr. 1st Int. Cong.. Dipterol., Budapest, 1986.- 1986. P. 77.
- Giller P.S., Doube B.M. Spatial and temporal co-occurrence of competitirs in Souther African dung beetle communities // J. Anim. Ecol.- 1994.- 63.- N3.- P.629-643.
- González-Vainer, P., Morelli, E., Defeo, O. Differences in Coprophilous Beetle Communities Structure in Sierra de Minas (Uruguay): a Mosaic Landscape // Neotropical Entomology. 2012.- V.41.- Iss. 5.- P. 366-374.
- Good J., Giller P.S. The diet of predatory Staphylinid beetles - a review of records // Entomol. Mon. Mag.- 1991.- 126.-N 1520-1523.- P. 77-84.
- Gorz A. Changes in the coprofagous beetle fauna of the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) on the Krakow-Czestochowa Upland // Pol. pismo entomol. -2007.- V. 76.- N 3.- P.199-206.

- Hammond P. M. A review of genus *Anotylus* C.G. Tomson (Coleoptera: Staphylinidae) // Bull. British. Mus. Nat. His. Ent. – 1976.- V.33 (2).- 126 c.
- Hanski I. Pattern of beetle succession in dropping // Ann.zool.fenn.-1980a.- 17.-N1.- P.17-25.
- Hanski I. The community of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae and Hydrophilidae) in northern Europe // Ann. Ent. Fenn.- 1980b.-V. 46.- N3.- P. 57-72.
- Hanski I., Hammond P. Assemblages of carrion and dung Staphylinidae in tropical rain forest in Sawarak, Borneo // Ann.entomol.fenn.-1986.-52.- N1.-P. 1-19.
- Hanski I., Koskela H. Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles // Ann. Ent. Fenn.- 1979.- 45.- N1.- P.1-12.
- Hanski I., Kuusela S. Dung beetle communities in the Åland archipelago // Acta Ent.Fenn.- 1983.- V.42.- P.36-42.
- Harris R.L., Oliver L.M. Predation of *Philonthus flavolimbatus* on the horn fly // Environ. Entomol., 1979.- 8.- N 2.- P. 259-260.
- Hegazi E. M., Shaaban M. A., Sabry E. Carrion insects of the Egyptian western desert // J. Med. Entomol.- 1991.- 28.- N5.- P. 734-739.
- Hinton H.E. The larva and pupa of *Tachinus subterraneus* (Linnaeus) (Coleoptera, Staphylinidae) // Proc. R. Ent. Soc. London.- 1941.- V.16 (A).- P. 93-98.
- Hinton H.E. Biology of insecta eggs.- Oxford: Pergamont press, 1981.- V.2.- P. 118-120.
- Hirschberger P. Gibt es eine Konkurrenz unter Dung Käfern der Gattung *Aphodius*? // Mitt. Dtsch. Ges. allg. und angew. Entomol.- 1995.- 10.- N1-6.- P. 481-484.
- Hirschberger P., Baner T. The coprophagous insect fauna in sheep dung and its influence on dung disappearance // Pedobiologia.- 1994a.- 38.- N4.- P.375-384.
- Hirschberger P., Baner T. Influence of earthworms on the disappearance of sheep dung // Pedobiologia.- 1994b.- 38.- N5.- P. 475-480.
- Holter P., Scholtz C.H. Are ball-rolling (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) and tunnelling scarabaeine dung beetles equally choosy about the size of ingested dung particles? // Ecol. Entomol. – 2005.- V. 30.- N 6.- P. 700-705.
- Horgan F.G. Aggregation and coexistence of dung beetles in montane rain forest and deforested sites in central Peru // J. Trop. Ecol. – 2006.- V. 22.- N 4.- P. 359-370.

- Howden H.F., Nealis V.D. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera) // *Biotropica*.- 1975.- V.7.- P. 77-83.
- Hu, G.Y. & J.H. Frank. 1997. Predation on the horn fly (Diptera: Muscidae) by five species of *Philonthus* (Coleoptera: Staphylinidae) // *Environmental Entomology*. V.26.- N. 6.- Pp. 1240-1246.
- Hunter I., Bay D., Ficher G. A survey of Staphylinidae associated with cattle droppings in Burleson Country, Texas // *Southwest. Entomol.*- 1986.- 11.- N2.- P. 83-88.
- Hunter J.S., Fincher G.T., Lancaster J.I. Observations on the life history of *Onthophagus melorensis* // *Southwest. Entomol.*-1991.-16.- N3.- P.205-213.
- Jenisteia M.-A., Fabritius K. Die Aleocharen (Coleoptera, Staphylinoiden) Rumaniens, unter besonderer Berücksichtigung der aus Fliegenpuparien geruchdeten Arten // *Entomol. Blatter*. -1982.-V.78.- N1.- P. 20-30.
- Jones C. *Aleochara tristis* Grav., a natural enemy of face-fly. I. Introduction and laboratory rearing // *J. Econom. Entomol.*-1967.- V.60.- N3.- P.816-817.
- Kanda N., Yokota T., Shibata E., Sato H. Diversity of dung-beetle community in declining Japanese subalpine forest caused by an increasing sika deer population // *Ecol. Res.*- 2005.- V. 20.- N 2.- P. 135-141.
- Kearns P., Stevenson R. D. The effect of decreasing temperature on arthropod diversity and abundance in horse dung decomposition communities of Southeastern Massachusetts // *Psyche*.- Volume 2012, Article ID 618701, 12 pages.
- Kemner N. A. Zur Kenntnis der Staphyliniden-Larven. 1. Die Larven der Tribus Proteinini und Diglossini // *Entomol.Tidskr.*- 1925.-N16.- P.61-77.
- Kessler H., Balsbaugh E. U. Jr. Succession of adult Coleoptera in bovine manure in east central South Dakota. — *Ann. Ent. Soc. Am.*- 1972.- V. 65.- P.1333—1336.
- Klimaszewski J., Blume R. New host records for *Aleochara verna* Say and *Aleochara notula* (Coleoptera, Staphylinidae: Aleocharinae) // *Coleopterist Bull.* - 1986. - V.40.- N 1.- P. 32.
- Koller, W. W., Gomes, A., Rodrigues, S.R., Mendes, J. Staphylinidae (Coleoptera) Associated to Cattle Dung in Campo Grande, MS, Brazil // *Neotropical entomology*.- 2002.-V.31.- Iss.4.- P. 641-645.
- Koskela H. Habitat selection of dung-inhabiting Staphylinidas (Coleoptera) in relation to age of the dung // *Ann.Zool.fenn.*-1972.- 9.- N3.- P.156-171.

- Koskela H., Hanski I. Structure and succession in a beetles community inhabiting cow dung // Ann.zool.fenn.-1977.- V.14. - N1.- P.17-25.
- Landin B.-O. Ecological studies on dung-beetles // Opusc. Ent.- 1964.- V.19.- P. 1-228.
- Landin J. On the relationship between the microclimate in cow droppings and some species of *Sphaeridium* (Col., Hydrophilidae) // Opusc. Ent.- 1967.- V. 32.- P. 207—212.
- Larsen T.H., Lopera A., Forsyth A. Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) // Coleopterists Bull. 2006.- V. 60.- N 4.- P. 315-324.
- Legner E., Moor I. The larva of *Platystethus spicicus* Erichson (Coleoptera, Staphylinidae) and its occurrence in bovine feces in irrigated pastures // Psyche. -1977.-V.84. -N 2.- P. 158-164.
- Legner E.F., Warkentin R.W. Influence of *Onthophagus gazella* on hornfly, *Haematobia irritans* density in irrigated pastures // Entomophaga.-1991.- 36. N4.- P.547-551.
- Lipkow E. Biologish-okologische Untersuchungen uber *Tachyporus* Arten und *Tachinus rufipes* (Coleoptera, Staphylinidae) // Pedobiologia.- 1966.-N6.- P.140-177.
- Lipkow E. Staphylinidae (Coleoptera), *Aphodius* (Coleoptera: Scarabaeidae), and Ptiliidae (Coleoptera) in dung of reindeer (*Rangifer tarandus*) of Northern Finland // Faun.-Okol.Mitt.-1992.-6.-N 7-8.-P. 331-334.
- Lobo J.M. Estimation of dung beetles biomaes (Coleoptera, Scarabaeidae) // Eur. J. Entomol.- 1993.- 90.- N2.- P.235-238.
- Lobo J.M., Halffter G. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera, Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia, Geomyidae): implacaciones biological y biogeograficas // Acta zool. mex. - 1994.- N 62.- P. 1-9.
- Lumaret J.P., Stienet N. Adaptation and evolutionary strategies of dung beetles in mountains (Coleoptera, Scarabaeidae) // Mesogee - 1992.- 52.- P.41.
- Lumaret J.P., Stienet N. Adaptation and evolutive strategies of dung beetles in high montain (Coleptera, Scarabaeoidea): 6 eme Congr. Eur. Ecol., Marseille, 7-12 sept., 1992 // Ecologie - 1994.- 25.- N2.- P. 79-86.
- Macqueen A., Beirne B. Influence of other insects on production of horn fly *Haematobia irritans* (Diptera, Muscidae) from cattle dung in Souf-Central Britich Columbia // Can.Entomol.- 1975.-107.- N12.-P. 1255-1264.
- Mank H.G. The biology of the Staphylinidae // Ann.Ent.Soc.Amer. - 1923.- 16.- P.220-237.

- Maqueen A., Beirne B.P. Dung burial activity and fly control potential of *Onthophagus nuchicornis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in British Columbia // Can. Entomol.- 1975.- 107.-N11.- P.1215-1220.
- Maqueen A., Doube B.M. Control of buffalo fly (*Haematobia irritans exigua* De Meijere) populations by introduced dung beetls // Proc. 18th. Int. Cong. Entomol. , Vancouver, July 3rd.-9th., 1988: Abstr. and Autor Index.- Vancouver, 1988. P. 270.
- Martin-Piera F. Lobo J. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico // Coleopterist Bull.- 1993.- 47.- N4.- P. 321-334.
- Martinez I.M., Huerta C., Cruz M.R. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incetus* Say. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Bull. Soc. entomol. Fr. - 1996.- 101.- N2.- P. 212-130.
- Mendes, J. Linhares, A.X. Coleoptera associated with undisturbed cow pats in pastures in Southeastern Brazil // Neotropical entomology.- 2006.- V.35.- Iss.6.- P. 715-723.
- Merritt R. W. A review of the food habits of the insect fauna inhabiting cattle droppings in north central California // Pan-Pacific Ent. - 1976. – V. 52. – P. 13—22.
- Miller K.V., Williams R.N. Biology and host preference of *Atheta coriaria* (Coleoptera, Staphylinidae) an egg predator of Nitidulidae and Muscidae // Ann.Ent.Soc.Amer.- 1983.-V 76.- N.2.- P. 158-161.
- Montes de Oca T.E., Halfitter G. Daily and sesonal activities of a guild of coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) in tropical grassland // Trop. Zool. – 1995.- 8.- N1.- P.159-180.
- Moon R.D., Loomis E.C., Anderson J.K. Influnse of two species of dung beetles on larvae of face fly // Environ. Entomol.- 1980.- 9.- N5.- P.607-612.
- Noriega A., Cubillos A., Castaneda C., Sanchez A. Actividad diaria de colonizacion del recurso alimenticio en un ensamblaje de escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Amazonia colombiana // Acta biol. colomb. – 2008.- V. 13.- N 3.- P. 73-84.
- Nuorteva P., 1970. Histerid beetls as predator of blowfly (Diptera, Calliphoridae) in Finland // Ann.zool.fenn. V.7. N2. P.195-198.
- Orsberg D.C., Hankahan S.A., Doube B.M. The spatial distriburion of *Allogymnopleurus thalassinus* Klug and *A. consocius* Peringney (Coleoptera: Scarabaeidae) in an area of mixed seil types in South Africa // J. Entomol. Soc. S. Afr. - 1992.- 55.- N1.- P. 85-95.

- Orsberg D.C., Doube B.M., Hankahan S.A. Habit specificity in African dung beetles: the effect of ball-rolling dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) // Zool. Zool.- 1993.- 6.- N2.- P.243-251.
- Orsberg D.C., Doube B.M., Hankahan S.A. Habit specificity in African dung beetles: the effect of soil tipe on the survival of dung beetle immatures // Trop. Zool.- 1994.- V.7.- N1.- P. 1-10.
- Palmer M., Garcia P.C. Relacion entre cido de actividad diaria y estructura de una comunidas: primeros resultados con *Aphodius* Illiger (Coleoptera, Scarabaeidae) // Elytron.- 1991.- 5.- N1.- P.167-175.
- Peck S.B., Forsyth A. Composition, structure and comparative behavior in guild of Ecuadorian rain forests dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) // Can. J. Zool.- 1982.- V. 60.- P.1624-1634.
- Pereira N.D., Taveres Pires de Souza H., Lamas da Silvia J.M., Capistrano C.H. Controle de *Musca domestica* (Diptera, Muscidae) em Dejetos de Galinhas Poedeiras, por larvas de *Amphitobius piceus* (Coleoptera, Tenebrionidae)//Agr. bras. med. veet. e zootech.- 1987.- 39.- N.4.- P.547-551.
- Peschke K., Fuldner D. Übersicht und neue Untersuchungen zur Lebensweise der parasitoiden Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) // Zool.Jahrb.-1977.- 104.- N2.- P. 242-262.
- Pfeiffer D.G., Axtell R.C. Coleoptera of poultry manure in cagedlayer houses in North Carolina // Environ. Entomol.-1980.- 9.-N1.- P. 21-28.
- Posse, M. Eight Argentinean species of dung-inhabiting Philonthus Stephens (Coleoptera: Staphylinidae) // Studies on Neotropical Fauna and Environment.- 2004. V.39.- Iss.3. P. 217-232.
- Raulian R. Les Scarabaeoidea (Coleopteres) obtenus d'excrements de Propithecus diadema a Madagascar // Bull. Soc. entomol. Fr.- 1991.- 96.- N4.- P.355-359.
- Renkonen O. Nagra iakttagelser over oxytelinernas (Col., Staphylinidae) naring // Ann. Entomol. Fennici.-1948.- V.14. P. 187-188.
- Rice M. Niche preference of a coprophagous scarab beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) for summer moose dung in Denali National Park, Alaska // Coleopterists Bull.- 2010.- V. 64.- N 2.- P. 148-150.
- Romero-Samper J., Martin-Piera F. Nesting behavior, ontogeny and life-cycle of *Onthophagus stylocerus* (Coleoptera, Scarabaeidae) // Eur. J. Entomol. - 1995.- V. 92.- N4.- 667-679.
- Roth J.P. Predator on the horn fly, *Haematobia irritans* (L.) by tree *Philonthus species* // Southwest. Entomol.- 1982.-7.- N1.- P.26-30.
- Roth J.P. Compatibility of coprophagous scarabs and fimicolous staphylinids as biological control agents of the horn fly *Haematobia*

- irritans* L. (Diptera, Muscidae) // Environ. Entomol.-1983.- V.12.- N 1.- P.124-127.
- Przewozny M., Bajerlein D. The community of coprophagous hydrophilid beetles (Coleoptera: Hydrophilidae) in a pasture near Poznan (West Wielkopolska, Poland) // Pol. J. Entomol.-2010.- V.79. N2.- P. 253-260.
- Psarev A. Coprophilous beetles of mountains pastures Siberia // Biodiversity of terrestrial and soil invertebrates in the north.- Syktyvkar, 1999. 169-170.
- Psarev A. Some results of study of the fauna of domestic animals dung on mountain pastures of the south Western Siberia / Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia.- Novosibirsk, 2000.- V.3.- P.2.- P.274-276.
- Ruiz J., Avila J., Sanchez-Pinero F. Estudio de una comunidad estival de escarabeidos coprophagos en el Norte de Africa (Coleoptera, Scarabaeidae) // Zool. baetica.- 1993.- N4.- P. 149-157.
- Sanches-Pinero F., Avila J.M. Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) from arid land of Southern Spain. Relationship with coprophagous communities from different biotopes // 4th. Europ. Cong. Entomol. and 13th Int. Symp. Entomofaun. mittelenr., Godollo, 1991: Abstract Vol.- Budapest, 1991. P.198.
- Sanders P.F., Dobson R.S. The insect complex associated with bovine manure in Indiana.//Ann.Ent.Soc.Amer.-1966.- 59.-P. 955-959.
- Schoenly K. Arthropods associated with bovine and equine dung in an ungrazed chihuahuan desert ecosystem //Ann. Entomol. Soc.Amer.- 1983.- V.76.- N.4.- P.790-796.
- Shubeck P. Orientation of Carrion Beetles to Carrion: random or non-random? // Journal New York Entomological Society. -1968.-V. 66. - 253-265.
- Shubeck P. An alternative to pitfall traps in carrion beetle studies (Coleoptera)//Entomol. news. -1976.-Vol. 87. -N 5-6.- P. 176-178.
- Sladeczek, F., Hrcak, J., Klimes, P., Konvicka, M. Interplay of succession and seasonality reflects resource utilization in an ephemeral habitat // Acta Oecologica.- 2013.- V.46.- Iss.1.- P. 17-24.
- Smetana A. Drabcikoviti - Staphylinidae. I. Staphylininae / Fauna CSR.- Zv.12, Praha, 1958.- 435 s.
- Smith T.J., Ridsdill Mattheiessen J.N. Field assessments of the impact of night-flying dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) on the bush fly, *Musca vetustissima* Wolker (Diptera, Muscidae) in South-western Australia // Bull. Entomol. Res.- 1984.- 74.- N2.- P.191-195.

- Sowig P. Artenvielfalt bei Dungfressenden (Coprophagen) Kafern: Weiche Faktoren ermöglichen Einnischung? // Mitt. Dtsch. Ges. allg. und angew. Entomol.- 1994.- 9.- N1-3.- P. 277-283.
- Sowig P. Habitatwahl und Lebensgeschichte bei dung bewo huenden. Kfern der Gattung *Sphaeridium*: Wie werden die Imagines den okogischen Anspruchen ihrer larven gerecht? (Coleoptera, Hydrophilidae) // Mitt. Dtsch. Ges. allg. und angew Entomol.- 1995. 10. N 1-6. P. 447-480.
- Sowig P. Predation among *Sphaeridium* larve. The role of starvation and size differences (Coleoptera, Hydrophilidae // Entomol. Ecol. and Evol. - 1997.- 9.- N3.- P. 241-251.
- Steel O. The larva of genera of the Omaliina (Coleoptera: Staphylinidae) with particular reference to British fauna // Trans. R. Entomol. Soc. London.-1970.- V 122.- 47 p.
- Steinbauer M.J., Weir T.A. Summer activity patterns of nocturnal Scarabaeoidea (Coleoptera) of the southern tablelands of New South Wales // Austral. J. Entomol.- 2007.- V. 46.- N 1.- P. 7-16.
- Summerlin J.W., Bay D.E., Harris R. L., Russel D.J., Stafford K.S. Predator by four species of Histeridae (Coleoptera) on horn fly (Diptera, Muscidae) //Ann. Entomol.Soc.Amer.-1982.- 75.-N6.- P. 675-677.
- Summerlin J.W., Fincher G.T., Roth J.P. Predator by *Atholus zothkirchi* on horn fly // Southwest. entomol.-1990.- 15.- N3.- P. 253-256.
- Summerlin J.W., Fincher G.T., Roth J.P., Meola S.M. Laboratory observations on the life history and habit of *Phelister haemorrhous* // Southwest. entomol.-1991.-16.-N4.-P. 311-315.
- Summerlin J.W., Fincher G.T., Hunter J.S., Beerwinll P.K. Sesonal distribution and diel flight activity of dung-attracted hisetrids in open and wooded pasture in East-Central Texas // Southwest. entomol.- 1993.-18.- N4.- P. 251-261.
- Tesarik E., Waitzbauer W. Vergleichende Untersuchungen der Koprophagen-Kafergemeinschaft im Nationalpark Neusiedler See-Seewinkel // Verh. Zool.-Bot. Ges. Osterr.- 2008.- V..37.- P. 229-260.
- Thomas G.D., Wingo C.W. Parasites of the face-fly and two other species of dung-inhabiting flies in Missouri // J. Econom. Entomol.- 1968.- V.61.- N 1.- P.147-152.
- Topp W. Zur Biologie und Larval Morphologie von *Atheta sordida* Marsh. (Coleoptera, Staphylinidae).// Ann.Ent.Fenn.-1971.-37.- P.85-89.
- Vulinec K., Endy S.P. A southern range extension for the introduced dung beetle *Onthophagus taurus* Schreler (Coleoptera, Scarabaeidae) // Coleopterists Bull.- 1993.- 47.- N2.- P.130.

- Walsh, G., Cordo H. Coprophilous Arthropod Community from Argentina with Species of Potential Use as Biocontrol Agents Against Pest Flies // Environmental Entomology.- 1997.- V. 26.- N.2.- Pp. 191-200.
- Walsh, C.G., Posse, C.M. Abundance and Seasonal Distribution of Predatory Coprophilous Argentine Rove Beetles (Coleoptera: Staphylinidae), and Their Effects on Dung Breeding Flies // The Coleopterists Bulletin.- 2003. V. 57. Iss. 1. P. 43-50.
- Walter P. Contribution a la connaissance des Scarabeides coprophages du Gabon (Coleoptera, Scarabaeidae). YIII. Le peuplement foerestries de la Region de Bifoun: donnees bio-ecologiques // Elytron.- 1991.- 5.- N1.- P.115-123.
- White E.B., Legner E.F. Notes on the life history of *Aleochara taeniata*, a staphylinid parasite of the house fly, *Musca domestica*. // Ann. Entomol. Soc. Am.-1966.- V. 59.- N. 3.- P. 573-577.
- Wharton R. Some predators and parasitoids of dungbreeding diptera from central California // Pan. Pacif. Entomol.- 1979.- V. 55.- N 3.- P. 181-186.
- Yokoyama Kazuhira, Kai Hideaki Distribution and flow of nitroden in a cow dung-soil system colonized by paracoprid dung beetls // Edaphologia.-1993.-N49.-P. 1-9.
- Ziani S. Nuovi dati sulla distribuzione geografica di alcune specie di Onthophagus appartenenti al gruppo Ovatus (Insecta Coleoptera Scarabaeidae: Onthophagini) // Boll. Mus. civ. stor. natur. Venezia. - 2008-2009. - V. 59.- P. 45-50.
- Zuk K. Koprofagiczne zukowate (Coleoptera: Scarabaeoidea) pastwiska w Jarach na Wzgorzach Trzebnickich // Wiad. entomol.- 2005.- V. 24.- N 3.- P. 153-164.
- Zunino M., Canino L., Coletta E. Feeding and nesting behavior of *Aphodius* (Colobopterus) *erraticus* L. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Ethol. Ecol. and Evol.- 1994.- 6.- N3.- P. 451-452.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
СОВРЕМЕННАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ	7
ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РУССКОГО АЛТАЯ	22
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	30
СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ	46
ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КОМПЛЕКСОВ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ	69
ТЕНДЕНЦИИ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ	74
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ЛИЧИНОК И ИМАГО КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ	102
АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК КОПРОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ АЛТАЯ	120
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	162
ЛИТЕРАТУРА	164

Научное издание

Псарев Александр Михайлович

**Фауна и экология жесткокрылых пастбищ
Русского Алтая**

Монография

ISBN 978-5-85127-888-4

Сдано в набор _____ 2016 г. Подписано к печати 15.12. 2015 г.
Формат 60х90х16. Гарнитура Times. Бумага офсетная. Печать
оперативная.

Усл. печ. л. 12,06. Тираж 350 экз.
Заказ 0502 с (сп) 3256

Алтайский государственный гуманитарно-педагогический университет
им. В. М. Шукшина –
659333, г. Бийск, ул. Короленко, 53.

ООО «Издательский Дом "Бия"»
659333, Алтайский край г.Бийск, пер. Муровцевский, 2